Gouvernement du Canada
Government of Canada

Service canadien des forêts
Canadian Forestry Service

Le rôle de la fixation de l'azote en foresterie intensive au Canada

Partie I: Principes, pratique et potentiel

J.A. Fortin, L. Chatarpaul et A. Carlisle

Rapport d'information PI-X-28F
Institut forestier national de Petawawa

ENFOR

Canada

86-04714/

INSTITUT FORESTIER NATIONAL DE PETAWAWA

Le mandat de l'Institut forestier national de Petawawa, comme celui des autres établissements du Service canadien des forêts, est de promouvoir une meilleure gestion et une utilisation plus rationnelle des ressources forestières du Canada, pour le bien économique et social de tous les Canadiens. Les objectifs des activités des programmes menés à l'institut appuient ce mandat à travers la découverte, le développement, la démonstration, l'application et le transfert des innovations. En tant qu'institut national, il doit s'attacher à des problèmes qui débordent le cadre régional ou qui nécessistent des compétences particulières de même qu'un équipement non disponible aux installations régionales du Service canadien des forêts. La plupart du temps, ses recherches sont effectuées en étroite collaboration avec le personnel des centres régionaux ou des services forestiers des provinces. Les projets de recherche et les services techniques de l'institut sont regroupés sous six principales activités:

GÉNÉTIQUE FORESTIÈRE ET BIOTECHNOLOGIE – Ce programme encadre des projets sur la génétique forestière, la microbiologie, la micropropagation, la génétique moléculaire et la recherche sur les semences. Il comprend également les services à la clientèle et la banque de semences du Centre national de semences forestières. Ce centre existe depuis longtemps et est lié à plusieurs organismes internationaux.

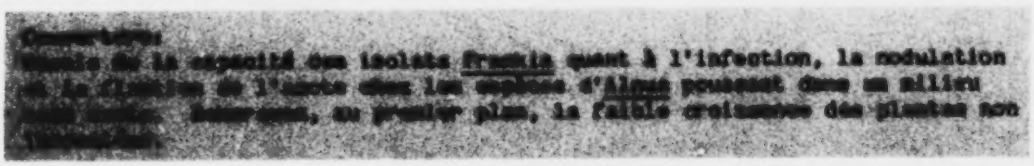
SYSTÈMES D'AMÉNAGEMENT FORESTIER – Ce programme intègre en recherche et développement, des projets sur les incendies de forêt, la télédétection, la météorologie, la modélisation, la croissance et la récolte, et le RIMA. Il permet ainsi l'élaboration et la démonstration de systèmes d'aménagement forestier.

STATISTIQUES NATIONALES SUR LA RESSOURCE FORESTIÈRE – Communément appelé FORSTATS, ce programme assure la coordination de l'acquisition, de la normalisation et de la publication de statistiques nationales sur les forêts du Canada. Il est aussi chargé de répondre aux demandes de renseignements de la clientèle.

SYSTÈMES DE DONNÉES FORESTIÈRES – Ce programme fournit la compétence et les systèmes informatisés nécessaires à la gestion des données acquises dans le cadre de FORSTATS et des projets de recherche à l'IFNP. Il comprend en outre un service de consultation en informatique pour les hauts fonctionnaires du SCF.

COMMUNICATIONS – Ce programme regroupe les activités de la bibliothèque et des projets touchant la sensibilisation du public, l'information, la rédaction-révision et les publications. L'institut reçoit plus de 20 000 visiteurs chaque année. Le Centre d'accueil, des visites autoguidées et un programme éducatif complet sont ouverts à tous. C'est à l'IFNP que l'on trouve l'entrepôt national de toutes les publications scientifiques du SCF.

LA FORÊT EXPÉRIMENTALE – Outre des peuplements naturels où l'on applique divers traitements dans le cadre de projets de recherche en sylviculture, la Forêt de Petawawa, mesurant 98 km^2, comprend de vastes superficies de plantations âgées de plus de 60 ans. Ces plantations expérimentales permettent d'obtenir des données sur la croissance et la récolte à la suite d'expériences de culture. Elles fournissent du matériel génétique dont le lignage est répertorié, et se révèlent de plus en plus utiles pour les études sur la micropropagation et la génétique moléculaire. La forêt permet également de mettre à l'essai des stratégies d'aménagement forestier à court et à long terme.



LE RÔLE DE LA FIXATION DE L'AZOTE EN FORESTERIE INTENSIVE AU CANADA
Partie I

Principes, pratique et potentiel

Rapport d'information PI-X-28F

A. Fortin[1], L. Chatarpaul[2] et A. Carlisle[3]

[1]Département d'écologie et de pédologie, Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4
[2]Institut forestier national de Petawawa, Chalk River (Ontario) K0J 1J0
[3]Carlisle Consultants, C.P. 1741, Deep River (Ontario) K0J 1P0

Projets ENFOR du Service canadien des forêts
P-9, P-78 et P-198
Service canadien des forêts
Institut forestier national de Petawawa
1985

©Ministre des Approvisionnements et Services Canada 1985
N° de catalogue Fo46-11/28-1985F
ISSN 0228-0736
ISBN 0-662-93397-4

Des exemplaires de cette publication peuvent être obtenus à l'adresse suivante:

Centre d'information technique et de distribution
Institut forestier national de Petawawa
Chalk River (Ontario)
K0J 1J0

Tél.: (613) 589-2880

This publication is also available in English under the title **The role of nitrogen fixation in intensive forestry in Canada. Part I: Principles, practice, and potential.**

Table des matières

vii	Avant-propos	
ix	Préface	
xi	Résumé	
xii	Summary	
1	1,0	Introduction
2	2,0	Foresterie intensive et azote du sol
2	2,1	Pertes d'azote
5	2,2	Absorption d'azote
6	2,3	Apport d'azote
6	2,3,1	Précipitations
8	2,3,2	Météorisation minérale
8	2,3,3	Fixation microbienne de l'azote gazeux
8	2,4	Bilan d'azote
11	3,0	Maintien de la teneur en azote du sol
13	4,0	Phénomène de la fixation de l'azote
13	4,1	Organismes libres
13	4,2	Associations symbiotiques
17	4,2,1	Légumineuses
18	4,2,2	Non-légumineuses actinorhiziennes
18	4,2,3	Aulnes au Canada
22	5,0	Génétique et mécanismes de la fixation de l'azote
22	5,1	Mécanismes
25	5,2	Génétique
27	5,3	Mesure de la fixation de l'azote
29	6,0	Quantités d'azote fixé
31	7,0	Écologie de la fixation de l'azote
33	7,1	Micro-organismes du biote du sol
33	7,1,1	Bactéries du sol
34	7,1,2	Champignons et mycorhizes du sol
35	7,1,3	Minéralisation, nitrification et dénitrification
36	7,1,4	Rhizosphère
36	7,1,5	Compétition dans le biote du sol

38 7,2 Pédofaune
39 7,3 Surfaces foliaires
39 7,4 Décomposition de la litière ligneuse
39 7,5 Lichens et mousses
40 7,6 Animaux supérieurs et insectes

41 8,0 Effets de l'environnement sur la fixation de l'azote

41 8,1 pH du sol
41 8,2 Eau du sol
42 8,3 Cations
42 8,4 Azote du sol
43 8,5 Anhydride carbonique et éthylène
43 8,6 Dommages aux plantes-hôtes
43 8,7 Température
44 8,8 Lumière

46 9,0 Utilisation de la fixation de l'azote en foresterie

46 9,1 Effets des légumineuses et des non-légumineuses actinorhiziennes sur la fertilité du sol et le rendement en fibre ligneuse

47 9,1,1 Amélioration du sol
49 9,1,2 Amélioration du rendement

50 9,2 Techniques sylvicoles
54 9,3 Amélioration génétique de l'aulne
57 9,4 Reproduction
58 9,5 Herbicides et engrais

59 9,5,1 Engrais
60 9,5,2 Herbicides

62 9,6 Culture et inoculation des symbiotes fixateurs d'azote
63 9,7 Maladies et parasites des aulnes
65 9,8 Utilisation de l'aulne
65 9,9 Analyse coûts-avantages de la fixation biologique de l'azote en foresterie

69 10,0 Conclusions

72 11,0 Bibliographie

Tableaux

3 1. Teneur en azote des tiges, des branches et des feuilles d'essences forestières latifoliées
4 2. Teneur en azote des diverses parties de l'arbre (d'après Carlisle, 1980)

6	3.	Accumulation annuelle moyenne de substances nutritives dans la biomasse de Pinus taeda sur des sites riches (Alban, 1979; Switzer et al., 1968)
7	4.	Import d'éléments par la pluie et les aérosols (d'après Miller, 1979)
7	5.	Rapports de la teneur en substances nutritives sur la teneur en sodium de l'eau de mer (d'après Kalle, 1943)
9	6.	Taux de fixation de l'azote
12	7.	Energie requise pour la production d'engrais (d'après Burgess, 1983 et David et Blouin, 1977)
14	8.	Genres de microorganismes libres qui comptent des microorganismes fixateurs d'azote (d'après Postgate, 1978)
15	9.	Genres de légumineuses à l'état sauvage au Canada (nomenclature d'après Scoggan, 1978)
16	10.	Genres des non-légumineuses à nodules racinaires (d'après Fortin et Carlisle, 1983)
19	11.	Taxonomie d'Alnus Ehrhart au Canada (d'après Scoggan, 1978)
26	12.	Effet des inoculums faits à partir de nodules de sources diverses sur la nodulation de six non-légumineuses actinorhiziennes (d'après Rodriguez-Barrueco et Miguel, 1979)
29	13.	Fixation non symbiotique de l'azote dans les mulls, les mors et les sols organiques au Québec (d'après Knowles, 1965; Chang et Knowles, 1965)
32	14.	Nombre d'animaux du sol dans les mulls ou les mors forestiers (d'après Bornebusch, 1939)
32	15.	Nombre de micro-organismes du sol dans deux sols podzoliques canadiens (d'après Timonin, 1935)
47	16.	Sols améliorés par l'aulne
51	17.	Essences forestières bénéficiant de l'association avec des non-légumineuses fixatrices d'azote (d'après Haines et De Bell, 1979, et Tarrant et Trappe, 1971)
53	18.	Systèmes de culture utilisant des plantes en symbiose fixatrice d'azote (d'après Haines et De Bell, 1979)
55	19.	Hybridation réussie des aulnes (Alnus)
56	20.	Polyploïdie chez Alnus
58	21.	Enracinement des boutures d'aulne rouge (Alnus rubra Bong) (d'après Monaco et al., 1978)

Figure

4	1.	Concentration d'azote (% diamètre extérieur) du bois et de l'écorce de fût du peuplier hybride (Populus X) à différents âges (d'après Hansen et Baker, 1979).

AVANT-PROPOS

ENFOR est l'acronyme qui désigne le programme fédéral de recherche et développement en matiere d'ÉNergie de la FORêt. Il vise à obtenir les connaissances et les compétences techniques propres à accroître fortement, à moyen et à long termes, l'apport de la biomasse forestière à la production énergétique primaire de notre pays. Il fait partie d'une initiative fédérale beaucoup plus importante destinée à promouvoir la mise en valeur et l'utilisation des énergies renouvelables afin de réduire la dépendance envers le pétrole et les autres sources d'énergie non renouvelables.

Dans le cadre d'ENFOR, le Service canadien des forêts (SCF) est chargé de la composante Programme de la production de la biomasse, qui s'occupe d'aspects forestiers, comme l'inventaire, la récolte, la sylviculture et les impacts environnementaux. (L'autre composante, Conversion de la biomasse, qui porte sur la technologie de la transformation de la biomasse en énergie ou en combustibles, est gérée par la Direction des énergies renouvelables du ministère de l'Énergie, des Mines et des Ressources). Bien que la plupart des projets de production de la biomasse aient été conçus par les scientifiques du SCF en fonction des objectifs d'ENFOR, ils sont réalisés à contrat par des consultants et des chercheurs en foresterie. Les contrats sont accordés selon les procédures d'appels d'offres pour travaux scientifiques du ministère des Approvisionnements et Services. Pour plus de renseignements sur le Programme de la production de la biomasse, écrire au

Secrétariat d'ENFOR
Service canadien des forêts
Ottawa (Ontario)
K1A 1G5

ou à un laboratoire de recherche du SCF.

Le présent rapport décrit le projet ENFOR P-198 qui a été réalisé à contrat (Dossier du MAS n° KL011-0-0020) par le Service canadien des forêts et l'Université Laval.

PRÉFACE

Le présent rapport a pour objet de faire le point dans les recherches menées entre 1978 et 1983 et portant sur les applications de la fixation de l'azote et des mycorhizes en foresterie intensive au Canada; ces recherches ont été menées et supervisées par l'auteur principal au Département d'écologie et de pédologie, Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval, Ste-Foy (Québec). Les travaux ont été financés par le programme ENFOR du Service canadien des forêts, dans le cadre des projets P-9, P-78 et P-198; les contrats ont été accordés par le ministère des Approvisionnements et Services.

Les recherches ont été entreprises suite aux pressions exercées pour intensifier l'utilisation de la fibre ligneuse à des fins énergétiques et forestières. Une intensification des opérations forestières aura sans doute des répercussions sur les sols forestiers; c'est pourquoi des programmes financés par ENFOR ont été mis en oeuvre à l'Université de la Colombie-Britannique et à l'Université de Guelph en Ontario pour évaluer ces effets et mettre au point des méthodes pour maintenir la fertilité des sols sans utiliser trop d'engrais coûteux. Les recherches ont été entreprises et coordonnées par l'Institut forestier national de Petawawa où a déjà été mis en oeuvre un programme général sur l'évaluation des effets environnementaux et sur les techniques biologiques de gestion des sols (projet PI-11).

Une partie des travaux répond à la question suivante: <<Quels sont les effets de la foresterie intensive sur la fertilité du sol?>> Les recherches sur les mycorhizes et la fixation de l'azote entreprises à l'Université Laval visent à réunir les premiers éléments de réponse à cette question complexe, mais terre à terre: <<Comment pouvons-nous maintenir la fertilité du sol et accroître le rendement en fibre ligneuse sans augmenter sensiblement le fardeau financier, ni consacrer trop de moyens?>>

Bien que la foresterie intensive ait de nombreux effets sur le sol, un intérêt particulier a été accordé à l'azote car de fortes pertes d'azote se produiront probablement dans les sites surexploités et fréquemment perturbés. Au Canada, de nombreux sols forestiers sont déficients en azote disponible, et il existe déjà un système biologique de régénération de l'azote (fixation de l'azote).

Les recherches étaient surtout orientées sur la formation de symbioses fixatrices d'azote, formées de microorganismes et de plantes supérieures. Les mycorhizes ont aussi été étudiées car les symbioses fixatrices d'azote sont étroitement associées aux symbioses mycorhiziennes. Mais cette partie des travaux a été limitée aux symbioses fongiques des arbres et des arbrisseaux fixateurs d'azote, et au rôle des mycorhizes dans le processus de fixation et dans le transport de l'azote. Idéalement, la fixation de l'azote devrait être étudiée en fonction de l'action des micro-organismes dans la rhizosphère et dans les processus de minéralisation de la matière organique du sol, de nitrification et de dénitrification. Cela n'a pas été possible à l'Université Laval en raison de la très grande complexité des symbioses fixatrices d'azote et des symbioses mycorhiziennes multiples chez les arbres et les arbrisseaux. Parallèlement à ces travaux, des recherches sur la nitrification et la dénitrification dans les sols forestiers surexploités ont été financées par ENFOR

et réalisées à l'Université de Guelph et à l'Institut forestier national de Petawawa.

Le programme financé par les fonds ENFOR a été mis en oeuvre en 1978 pour constituer une base de données scientifiques et pour attirer des fonds d'autres organismes. Il vise également à établir un centre de formation pour les jeunes diplômés dans le domaine de la biologie du sol en général, et de la fixation de l'azote et des mycorhizes en particulier. Le succès de la gestion des sols repose sur une utilisation rationnelle du biote des sols forestiers et sur la participation de chercheurs canadiens qualifiés.

Le rapport se divise en deux volumes. Le présent volume (Partie I) met à jour et complète l'étude documentaire donnée à contrat sur la base d'un premier ouvrage publié en 1979 (Fortin et al., 1979) et de deux ouvrages ultérieurs publiés dans le cadre d'ENFOR (Fortin et Carlisle, 1983; Chatarpaul et Carlisle, 1983). L'étude documentaire porte sur la foresterie au Canada et comprend de nouvelles sections consacrées à la taxonomie des aulnes, à l'écologie du sol, à la fixation de l'azote, et à l'utilisation de la fixation de l'azote en sylviculture. La Partie II décrit le principal domaine de recherche et résume deux rapports antérieurs (Fortin 1981, 1982) et les ouvrages scientifiques publiés ou les thèses de maîtrise et de doctorat portant sur ces sujets.

Agriculture Canada a mis en oeuvre des programmes de recherche sur la fixation de l'azote par les légumineuses, mais seuls quelques centres canadiens effectuent des travaux sur les non-légumineuses actinorhiziennes en milieu forestier. Le Département d'écologie et de pédologie de la Faculté de foresterie de l'Université Laval à Ste-Foy (Québec) (A. Fortin et M. Lalonde) est le principal centre de recherche sur Frankia, les plantes-hôtes comme Alnus et Comptonia et les interactions avec les mycorhizes. Des études appliquées sont faites à l'Institut forestier national de Petawawa du Service canadien des forêts, à Chalk River en Ontario (L. Chatarpaul et D. Burgess). MacMillan Bloedel Ltd. effectue des travaux sur la fixation de l'azote des aulnes en Colombie-Britannique et J. McLean étudie présentement Shepherdia au Département des sciences forestières de l'Université de l'Alberta à Edmonton. Des recherches sont menées au Service des forêts de l'Alberta et au Service des forêts du Québec sur la sélection des aulnes, tandis que le ministère des Richesses naturelles de l'Ontario utilise des aulnes dans ses programmes sur les peupliers. Les aulnes sont utilisés pour la remise en état des terres au Québec (1,2 millions/année) et dans plusieurs régions de l'ouest du Canada. Le Conseil national de recherches a publié un répertoire des recherches sur la fixation de l'azote au Canada.

Aux États-Unis, des recherches sont actuellement en cours sur l'utilisation des légumineuses et des non-légumineuses, notamment dans les forêts du Nord-Ouest ou du Sud-Est. Rottink (1980) a répertorié les principaux projets de recherche aux États-Unis et dans d'autres pays.

Les auteurs remercient MM. R. Dobbs, R.F. Ackerman et D.M. Burgess du Service canadien des forêts pour leur aide précieuse ainsi que MM. M. Lalonde, C. Camiré, J.R. Thibault, Y. Laflamme, G. Beaulieu, M. Couture et les étudiants de l'Université Laval.

RÉSUMÉ

Le présent rapport a pour objet de fournir des renseignements de base aux forestiers et de signaler les lacunes dans la documentation ainsi que les domaines de recherche.

L'intensification de la gestion et de l'exploitation forestières accroît la pression d'exploitation des sols forestiers peu fertiles et réduit éventuellement les teneurs en azote et en matière organique du sol. Aussi les forestiers devront-ils améliorer la gestion des sols et des arbres pour maintenir la productivité du site. Pour ce faire, ils pourront utiliser des engrais, mais ce choix comporte des inconvénients: utilisation de combustibles fossiles, coûts élevés et effets secondaires néfastes sur l'activité des micro-organismes du sol et sur les teneurs nutritives des eaux de ruissellement. Il faut considérer la fixation de l'azote comme un instrument additionnel ou un moyen de rechange pour l'amendement des sols.

La contribution des bactéries libres fixatrices d'azote à l'apport d'azote combiné dans les sols forestiers semble être faible, mais elle pourrait être plus importante qu'il n'est généralement admis. Les symbioses fixatrices d'azote entre les plantes supérieures comme les légumineuses et les aulnes et les bactéries comme Rhizobium spp. et Frankia, respectivement, fournissent jusqu'à 300 kg N an^{-1}, ce qui suffit amplement à compenser les pertes potentielles d'azote en foresterie intensive. Toutefois, la fixation de l'azote requiert des approvisionnements adéquats en phosphore, en molybdène et en magnésium, et réagit aux facteurs environnementaux comme la longueur d'onde de la lumière, le pH, l'eau, la température et la teneur en oxygène du sol. Il importe que le forestier tienne compte de tous ces facteurs.

Les exemples de symbioses fixatrices d'azote améliorant la croissance des arbres et la fertilité des sols sont nombreux, et il existe des preuves dans la documentation que l'utilisation de ces symbioses peut être économique.

Les auteurs du présent rapport étudient l'écologie des organismes fixateurs d'azote par rapport aux autres organismes du sol, les perspectives de la sélection génétique, les différents traitements, les effets des produits chimiques toxiques et la taxonomie, l'amélioration, la reproduction, la pathologie et l'utilisation des aulnes producteurs de fibre commerciale.

En conclusion, les auteurs indiquent que la fixation de l'azote peut être utilisée en foresterie au Canada, mais il faut d'abord combler les lacunes dans l'écologie et la sylviculture des plantes en association symbiotique avec Frankia. Des expériences sur le terrain bien conçues devraient être menées pour examiner les interactions entre les symbioses actinorhiziennes fixatrices d'azote, le sol et les principaux peuplements forestiers, et pour déterminer le rôle qu'elles jouent dans la production de fibre.

SUMMARY

The present report attempts to provide forest managers with an information base. It also points out gaps in the knowledge and areas for research.

Intensification of forest management and harvesting will lead to increased pressures on relatively infertile forest soils with possible reductions in levels of nitrogen and organic matter. It will be necessary for foresters to manage the soils, along with trees, if they wish to maintain site productivity. Such maintenance could be through fertilizers but this involves use of fossil fuels, is costly, and can have undesirable side effects on soil microorganism activity and nutrient levels in runoff water. Nitrogen fixation should be considered as a supplementary or alternative soil amendment method.

Free-living nitrogen-fixing bacteria appear to contribute minor amounts of combined nitrogen to forest soils, but it is possible that this contribution has been underestimated. The nitrogen-fixing symbioses of higher plants such as legumes and alders with bacteria such as Rhizobium spp. and Frankia respectively contribute up to 300 kg $year^{-1}$ of nitrogen, more than sufficient to replace potential losses of nitrogen in intensive forestry. The nitrogen-fixing process, however, requires sufficient supplies of elements such as phosphorus, molybdenum, and magnesium, and is sensitive to environmental factors such as light wavelength, pH, water, temperature, and soil oxygen levels. The forester will need to take these factors into account.

There are numerous examples of nitrogen-fixing symbioses improving tree growth and forest soil fertility, and there is evidence in the literature that the use of these symbioses can be economic.

The report discusses the ecology of the nitrogen-fixing organisms in relation to other soil organisms, opportunities for genetic selection, alternative silvicultural techniques, the effects of toxic chemicals, and the taxonomy, improvement, propagation, pathology, and utilization of alders which produce commercial fibre.

It is concluded that there are opportunities to use nitrogen-fixation in forestry in Canada, but there are wide gaps in our knowledge about the ecology and silviculture of plants forming symbioses with Frankia. There is a need to establish well-designed field experiments to examine the interaction of actinorhizal symbioses with the soil and main tree crops, as well as to examine their role as fibre producers.

LE RÔLE DE LA FIXATION DE L'AZOTE EN FORESTERIE INTENSIVE AU CANADA
Partie I

Principes, pratique et potentiel

1,0 INTRODUCTION

Les recherches effectuées à contrat visaient notamment à faire le point des connaissances sur la fixation de l'azote et sur ses promesses pour l'exploitation forestière au Canada. Un rapport préliminaire a été publié par Fortin et al. en 1979 et d'autres rapports ont été rédigés dans le cadre du programme de recherche à l'Université Laval, financé par les fonds ENFOR (Fortin et Carlisle, 1983; Chatarpaul et Carlisle, 1983).

Les auteurs espèrent que les forestiers se serviront de cette synopsis pour décider d'utiliser ou non la fixation de l'azote afin de conserver au sol sa fertilité et accroître le rendement en fibre ligneuse, avec ou sans l'application de méthodes classiques d'amendement des sols comme, par exemple, les engrais chimiques. Le présent rapport a aussi pour objet d'identifier les principales lacunes qui devront être comblées par la recherche, l'amélioration des techniques, ou des expériences diverses. Le rapport renseigne également sur la fertilisation chimique, l'écologie de la fixation de l'azote, la taxonomie et l'amélioration génétique des aulnes (Alnus Ehr.), les ravageurs et les maladies de l'aulne, l'utilisation de l'aulne et différents aspects économiques touchant la foresterie. Un intérêt particulier est accordé à l'aulne car, en raison de son potentiel à modifier les sols et à produire de la fibre ligneuse, il est probablement l'agent fixateur d'azote le plus utile en foresterie au Canada.

L'intérêt accordé par les auteurs à l'aulne ne constitue pas une incitation à l'utiliser actuellement en foresterie, non plus que d'autres sources fixatrices d'azote. Il revient au forestier de chosir le traitement sylvicole approprié selon les informations disponibles et compte tenu des objectifs ainsi que des espèces arborescentes et des caractéristiques du site.

A. Fortin est professeur au Département d'écologie et de pédologie, Faculté de foresterie et géodésie, Université Laval, Sainte-Foy, Québec.
L. Chatarpaul est un chercheur de l'Institut forestier national de Petawawa.
A. Carlisle, autrefois chercheur à l'Institut forestier national de Petawawa, est maintenant conseiller en foresterie.

Manuscrit approuvé pour publication en décembre 1983.

2,0 FORESTERIE INTENSIVE ET AZOTE DU SOL

De nombreux forestiers canadiens habitués à exploiter des forêts naturelles, à pratiquer de longues rotations et à utiliser des techniques de gestion minimale des peuplements, admettent difficilement qu'une exploitation forestière intensive peut provoquer l'épuisement des sols, notamment lorsqu'il y a élimination des tiges, des branches, et même des rameaux et des racines. Les effets des techniques d'exploitation et de gestion sur les teneurs en substances nutritives du sol ont fait l'objet d'études de bilan qui évaluent les imports, les exports et la perte nette de substances nutritives pour chaque type de récolte. Bien que ces études constituent une base d'informations utile, les résultats ne sont guère concluants car même s'ils permettent de quantifier les pertes nettes de substances nutritives, ils n'évaluent pas l'importance de ces pertes ni leurs effets sur la croissance des arbres. Des modèles de simulation informatisés et interactifs récemment mis au point tiennent compte des rapports entre les teneurs en azote du sol et l'assimilation et les besoins de peuplements forestiers à différents stades de leur développement (Kimmins et al., 1980). Peut-être seront-ils de meilleurs outils de gestion que les simples bilans nutritifs. Ces modèles permettront de prévoir les pertes à long terme en substances nutritives et les effets sur la croissance des arbres.

Étant donné le caractère peu concluant de l'approche budgétaire et vu que les pertes nettes en substances nutritives varient beaucoup d'un peuplement à l'autre, certains forestiers continuent d'intensifier les récoltes dans un sentiment de sécurité illusoire. Néanmoins, l'approche budgétaire permet de conclure que:

1) Les substances nutritives des arbres se retrouvent en grande partie dans les branches, les racines et les feuilles; l'élimination de ces organes au moment de la récolte hausse d'au moins 100 % l'export des matières nutritives (tableau 2).
2) Dans le cas des rotations de plus de 30 ans, l'apport d'azote par les précipitations peut parfois compenser entièrement les pertes dues à la récolte des tiges, mais ne remplace que partiellement les exports d'azote attribuables à l'exploitation par arbre entier (Carlisle, 1980; Carlisle et Methven, 1979).
3) Dans le cas de rotations très courtes (moins de 20 ans), l'azote présent dans les précipitations peut ne pas toujours remplacer l'azote assimilé annuellement par les arbres et perdu au moment de la récolte (Chatarpaul et Carlisle, 1983).

2,1 Pertes d'azote

Le tableau 1 montre les faibles teneurs en azote du bois de fût (0,06 à 0,11 %) et les teneurs en azote assez élevées des branches (0,14 à 0,26 %) et des feuilles (1,05 à 1,49 %) de quatre arbres latifoliés du Canada, âgés de plus de 40 ans. L'écorce contient une assez forte concentration d'azote (0,29 à 0,42 %). Les teneurs en azote des parties récentes de la tige sont beaucoup plus fortes que celles des parties plus âgées (Carlisle, 1980). La figure 1 illustre les données sur le peuplier hybride (Populus X) publiées par Hansen et Baker (1979). La teneur en azote de l'écorce du fût a chuté brusquement de 2,03 à 1,00 % durant les huit premières années, tandis que celle du bois de fût est passée de 0,98 % la première année à 0,35 % au bout de deux

Tableau 1. Teneur en azote des tiges, des branches et des feuilles d'essences forestières latifoliées

Espèce	Bois de fût	Écorce de fût (% d'azote diamètre extérieur)		Branches	Feuilles
Arbres de plus de 40 ans[1]					
Érable à sucre[3]	0,06	0,42		0,16	1,05
Bouleau[4]	0,07	0,29		0,18	1,17
Peuplier[5]	0,07	0,33		0,14	1,49
Chêne[6]	0,11	0,37		0,26	1,42
Arbres de moins de 10 ans[2]					
Peuplier hybride[7]	0,29-0,98	1,00-2,00	Écorce	1,15-1,96	3,00
			Bois	0,49-0,94	
Platane occidental[8]	0,39-0,48	0,77-0,98		0,39-0,64	1,90-2,58

[1] Carlisle (1980). Arbres du Canada.
[2] Hansen et Baker (1979). Arbres des États-Unis.
[3] Acer saccharinum Marsh.
[4] Betula papyrifera Marsh.
[5] Populus tremuloides Michx.
[6] Quercus rubra L.
[7] Populus X.
[8] Plantanus occidentalis L.

ans et demie pour se stabiliser par la suite. La teneur en azote des feuilles n'a subi aucune variation. Ces données montrent aux exploitants de plantations de peupliers à mini-rotations qu'il faut éviter toute coupe trop hâtive, alors que les teneurs en azote du bois et de l'écorce du fût sont encore très élevées. La production élevée de la biomasse combinée aux fortes teneurs nutritives peut entraîner de considérables pertes d'azote.

Bien que la biomasse des branches et des feuilles soit généralement faible comparativement à celle des tiges, l'azote en forte concentration élevée (tableau 1) se trouve donc en grande quantité, en termes absolus (tableau 2), dans ces parties. Comme le montre le tableau 2, les branches de l'épinette blanche (sans les aiguilles) contiennent 127 kg ha^{-1} d'azote et les feuilles 153 kg ha^{-1}, comparativement à 102 kg ha^{-1} dans les tiges. Les branches de l'aulne rouge renferment assez peu d'azote (23 kg ha^{-1}) en raison

Tableau 2. Teneur en azote des diverses parties de l'arbre (d'après Carlisle, 1980)

Espèce	Âge (ans)	Tiges (+ écorce)	Branches (+ écorce)	Racines	Feuilles	Total
	kg/ha^{-1} d'azote					
Douglas taxifolié[1]	36	125	61	32	102	320
Pin rouge[2]	39	155	60	75	131	421
Pin ponderosa[3]	50	194	95	37	109	435
Pin gris[4]	40	118	76	37	65	296
Épinette blanche[5]	40	102	127	67	153	449
Peuplier hybride[6]	40	199	82	89	87	457
Aulne rouge[7]	34	309	23	176	100	608

[1] Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco. (Cole et al., 1967).
[2] Pinus resinosa Ait. (Alban et al., 1978).
[3] Pinus ponderosa Laws. (Welch et Klemmedson, 1975).
[4] Pinus banksiana Lamb. (Alban et al., 1978).
[5] Picea glauca (Moench) Voss. (Alban et al., 1978).
[6] Populus X (Alban et al., 1978).
[7] Alnus rubra Bong. (Turner et Singer, 1976).

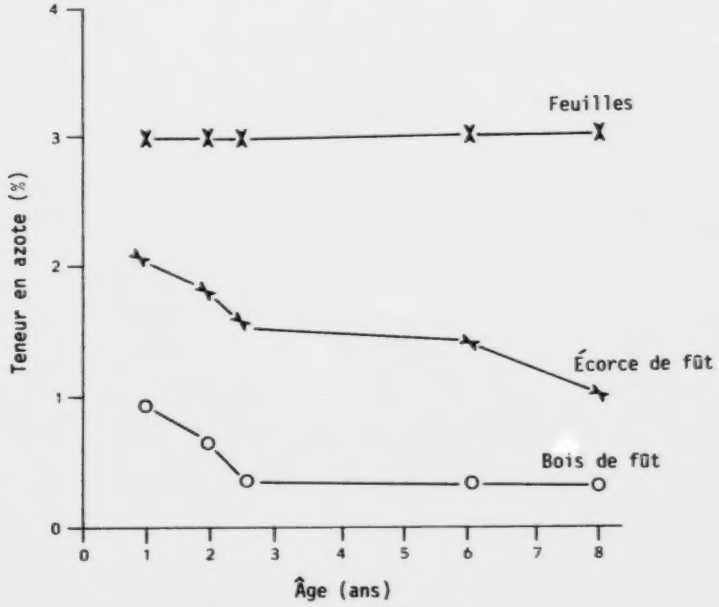


Figure 1. Concentration d'azote (% diamètre extérieur) du bois et de l'écorce de fût du peuplier hybride (Populus X) à différents âges (d'après Hansen et Baker, 1979).

de la faible biomasse des branches, mais les racines et les feuilles en contiennent beaucoup (176 et 100 kg ha^{-1}, respectivement).

2,2 Absorption d'azote

L'absorption d'azote par les arbres qui seront récoltés est un bon indice des besoins nutritifs continuels des arbres en croissance et de la quantité d'azote qui devra être remplacée après la récolte. Hansen et Baker (1979) ont évalué l'accumulation d'azote (l'équivalent de l'absorption) dans les tiges et les branches du peuplier (Populus), du copalme d'Amérique (Liquidambar styraciflua L.) et du platane occidental (Platanus occidentalis L.). L'absorption d'azote dans des peuplements de peupliers de 1 à 20 ans a varié de 6 à 60 kg ha^{-1} an^{-1}. Des peuplements de copalmes ont absorbé 5 kg d'azote ha^{-1} an^{-1} au cours des 11 premières années, tandis que les peuplements de plantanes âgés de 1 à 4 ans ont absorbé de 1 à 40 kg d'azote ha^{-1} an^{-1}. Dans certains cas, l'azote introduit dans les écosystèmes par les précipitations (environ 5 kg ha^{-1} an) permet de remplacer l'azote accumulé dans l'écorce et le bois des tiges et des branches. Dans d'autres cas, il y a un défaut d'azote de l'ordre de 35 à 81 kg ha^{-1} an^{-1}.

Aucune donnée concluante n'a été publiée sur les matières nutritives des peupliers soumis à de courtes rotations au Canada, mais il est possible de faire des calculs approximatifs. De petites parcelles de peupliers hybrides ont produit jusqu'à 16 tonnes ha^{-1} an^{-1} de matières nutritives (Raitanen, 1978; Ek et Dawson, 1976), et Zsuffa (1971) a relevé un incrément annuel moyen de 18 m^3 ha^{-1}, soit de 7,2 tonnes ha^{-1}, chez des peupliers âgés de 18 ans. Un rendement en tiges de 7000 kg ha^{-1} an^{-1} sera utilisé, un chiffre prudent. Le bois et l'écorce de tige des peupliers renferment respectivement 0,26 et 1,40 % d'azote après 5 ans environ (figure 1). L'ensemble du matériel des tiges (il n'y a plus de différence à faire entre les tiges et les branches après 5 ans) a une teneur en azote de 0,5 % environ après 5 ans, ce que corroborent les données rassemblées sur le peuplier faux-tremble (Populus tremuloides Michx.) (Henry, 1973). Si l'on ne tient pas compte des feuilles qui sont caduques, les tiges absorbent 35 kg N ha^{-1} an^{-1} environ. Ceci ne tient pas compte de l'absorption d'azote par les racines, mais celles-ci absorberont environ 12 kg N ha^{-1} an^{-1}, ce qui fait au total 47 kg N ha^{-1} an^{-1}. Le peuplement devra absorber au moins cette quantité d'azote par année pour maintenir sa croissance. Compte tenu de l'apport d'azote par les précipitations et d'autres sources naturelles, la perte d'azote sera d'au moins 40 kg ha^{-1} an^{-1}.

La quantité accumulée et la vitesse d'accumulation des substances nutritives selon le stade varient selon les peuplements. Ainsi, la quantité d'azote fixé par le pin à encens (Pinus taeda L.) aux États-Unis est maximale pendant les 10 premières années (8,3 kg ha^{-1} an^{-1}) et baisse à 3,0 kg ha^{-1} an^{-1} après 40 ans (tableau 3) (Alban, 1979; Switzer et al., 1968). Il est intéressant de souligner que l'absorption de phosphore et de potassium est maximale entre 10 et 20 ans, comparativement à 20 à 30 ans pour le calcium. L'utilisation d'engrais et de techniques de gestion des sols devrait tenir compte de ces variations.

Tableau 3. Accumulation annuelle moyenne de substances nutritives dans la biomasse de Pinus taeda sur des sites riches (Alban, 1979; Switzer et al., 1968)

Substance nutritive	Âge (ans)			
	0 à 10	10 à 20	20 à 30	30 à 40
	Accumulation moyenne en kg ha^{-1} an^{-1}			
Azote	8,3	8,0	4,9	3,0
Phosphore	0,8	1,8	0,5	0,1
Potassium	4,1	5,6	3,5	1,7
Calcium	2,6	4,9	5,2	3,8
Magnésium	0,9	1,5	1,7	1,4

2,3 Apport d'azote

L'azote et d'autres éléments pénètrent naturellement dans les sols forestiers soit par les précipitations, les aérosols, l'altération minérale ou la fixation microbienne de l'azote gazeux.

2,3,1 Précipitations

En moyenne, l'addition d'azote par la pluie s'élève à 5 kg ha^{-1} an^{-1} (Carlisle, 1979). La rareté des données recueillies pour le Canada s'explique par la multitude des analyses faites pour chaque phénomène plutôt que chaque jour, mais l'établissement de nouveaux réseaux météorologiques permettra d'améliorer les données disponibles dans un avenir rapproché. Dans l'immédiat, les données sur le lac Supérieur, le lac Huron et la Nouvelle-Écosse indiquent que l'azote présent dans la pluie et la neige pénètre dans le sol à un rythme de 6,8, 8,7 et 3,9 kg ha^{-1} an^{-1} respectivement, et que l'apport varie beaucoup en Ontario (3,0 à 41,4 kg ha^{-1} an^{-1}) en raison des zones de pollution industrielle (Carlisle, 1980).

L'apport nutritif des aérosols (minuscules gouttelettes qui entrent dans les écosystèmes forestiers même quand il n'y a pas de pluie) n'a pas été longuement étudié et peu de données sont disponibles. Néanmoins, on sait qu'en Allemagne et en Écosse (tableau 4), les aérosols apportent parfois autant de bases que la pluie et de ce fait, ne peuvent être ignorés. Il est nécessaire de recueillir des informations sur le contenu azoté des aérosols, mais la mesure des aérosols qui se fixent sur le couvert forestier pose des problèmes énormes. Les bases présentes dans les aérosols sont en grande partie d'origine océanique; l'eau de mer est riche en bases (notamment en magnésium) et pauvre en phosphore (tableau 5). L'azote des aérosols qui se déposent sur les frondaisons provient probablement de sources multiples (poussière organique, résidus industriels, dénitrification, etc.), mais aucune donnée concluante n'a encore été publiée. Cet apport ne dépasse sans doute pas celui de la pluie (environ 5 kg ha^{-1} an^{-1}).

Tableau 4. Import d'éléments par la pluie et les aérosols (d'après Miller, 1979)

	Ca	K	Mg
	kg ha^{-1} an^{-1}		
Hêtre Fagus sylvatica L. - Allemagne[1]			
Pluie	13	4	3
Aérosols	6	5	1
Pin Pinus nigra spp. laricio (Poir) Palibrin Coste - Ecosse[2]			
Pluie	3	3	3
Aérosols	4	7	2

[1] Mayer et Ulrich, 1974
[2] Miller, Cooper et Miller, 1976

Tableau 5. Rapports de la teneur en substances nutritives sur la teneur en sodium de l'eau de mer (d'après Kalle, 1943)

Rapport	Eau de mer
K/Na	0,036
Ca/Na	0,039
Mg/Na	0,120
P/Na	0,000005

2,3,2 Météorisation minérale

L'apport nutritif associé à la météorisation des roches et des minéraux du sol est difficile à évaluer en kilogrammes par hectare. Des données brutes ont été recueillies sur la libération de bases (10 à 50 kg ha^{-1} an^{-1}) par les plagioclases, les biotites et les minéraux feldspathiques, en étudiant leur altération (weathering rinds), et des tentatives ont été faites pour mesurer la quantité de bases libérées par météorisation au moyen du bilan de masse, mais aucune mesure de l'apport azoté par météorisation minérale n'a été retracée (Carlisle, 1980).

Malgré la très grande quantité d'azote emprisonné dans les roches sédimentaires (0,4 x 10^9 tonnes) et les roches primaires (193 x 10^9 tonnes) du globe terrestre (Burns et Hardy, 1975), les racines des arbres ne puisent que de petites quantités dans ce réservoir minéral. À court terme, l'apport d'azote par la roche-mère reste probablement faible. Par contre, à long terme, l'azote présent dans les roches et les minéraux pourrait jouer un rôle important. Dans les roches du socle, l'azote se présente sous forme de nitrite (NO_2^-) de fer, de titanium et d'autres métaux (Wollum et Davey, 1975), et également sous forme d'ammonium (NH_4^+) fixé aux minéraux silicatés, par exemple, dans l'horizon C des sols (Adams et Stevenson, 1964). Ces minéraux azotés libèrent l'azote très lentement, mais ne sont pas négligeables.

2,3,3 Fixation microbienne de l'azote gazeux (N_2)

Les quantités d'azote fixé par divers organismes et symbioses seront étudiées plus loin dans le rapport. Soulignons pour l'instant que de nombreuses symbioses des légumineuses et des non-légumineuses peuvent fixer plus de 85 kg N ha^{-1} an^{-1}, et jusqu'à 300 kg N ha^{-1} an^{-1} dans les meilleurs cas (tableau 6). Certaines estimations des taux de fixation de l'azote dans les forêts peuvent être faibles étant donné que la quantité d'azote fixé dans la rhizosphère autour des arbres est difficile à évaluer par unité de surface en forêt.

Les symbioses fixatrices d'azote peuvent compenser largement les pertes d'azote liées à une récolte intensive, pourvu que les plantes puissent supporter la concurrence et croître dans un écosystème forestier. Leur taux de fixation d'azote est bien supérieur au taux d'import par les précipitations.

2,4 Bilan d'azote

Comme il a été mentionné auparavant, dans certains systèmes d'exploitation forestière intensive, caractérisés notamment par de courtes rotations, la quantité d'azote absorbé annuellement par les tiges et les branches est supérieure à la quantité d'azote introduit par les précipitations, les aérosols et les minéraux en décomposition. Dans la plupart des sols forestiers au Canada, la fixation de l'azote par les bactéries libres du sol est mineure, mais l'apport total d'azote par fixation microbienne asymbiotique pourrait se révéler plus important qu'on ne le croit une fois que la fixation de l'azote dans d'autres niches de l'écosystème forestier sera mieux comprise. Différentes estimations des déficits potentiels d'azote causés par les formes de sylviculture intensive dont il est question ici indiquent qu'il faudra remplacer environ 30 à 80 kg N ha^{-1} an^{-1} pour maintenir la croissance et la

Tableau 6. Taux de fixation de l'azote

	Azote fixé (kg ha^{-1} an^{-1})	Référence
Bactéries libres *Clostridium pasteurianum*	30,0	Postgate, 1978
Symbioses des légumineuses (Symbiote *Rhizobium*)		
Glycine max (soya)	57 - 94	Burns & Hardy, 1975
Pisum spp. (pois cultivé)	85	"
Apios americana (arachide)	47 - 91	"
Lens esculenta (lentille)	85	"
Vicia spp. (vesce)	85	"
Trifolium spp. (trèfle)	105 - 160	"
Medicago sativa (alfalfa)	128 - 300	"
Lupinus spp.	150	"
Acacia spp.	270	"
Symbioses des non-légumineuses (Symbiote *Frankia*)		
Alnus rubra Bong.	100 - 300	Tarrant & Trappe, 1971
A. crispa Ait. Pursh.	62 - 157	"
A. rugosa (Du Roi) Spreng	79 - 150	"
A. incana L. (Moench)	50	"
A. glutinosa L. (Gaertn.)	125	Cole *et al.*, 1978
Casuarina spp.	50 - 200	Haines & de Bell, 1979
Ceanothus spp.	60 - 150	Stewart, 1982
Coriaria spp.	90 - 200	Haines & de Bell, 1979
Elaeagnus spp.	2 - 15	"
Hippophaë spp.	80 - 197	"
Myrica spp.	52	Sprent et Scott, 1979
Écosystèmes forestiers[1]		
Aulne (*Alnus* spp.)	12 - 300	Fortin *et al.*, 1979
Forêt de hêtres (*Fagus*)	0,4	Burns & Hardy, 1975
Forêt et bois (global)	10	"
Agriculture (globale) Terre cultivée		
Légumineuses (en général)	140	Burns & Hardy, 1975
Riz naturel	35	"
Autres	10 - 55	"
Prairie	15	"
Jachère	2	Burns & Hardy, 1975
Mer	1	Burns & Hardy, 1975
Forêt tropicale ombrophile	14 - 88	Burns & Hardy, 1975
Mer	1	Burns & Hardy, 1975

[1] Des données récentes sur *Alnus rubra* Bong et *Alnus sinuata* (Regel) Rydb. sur l'Île de Vancouver (C.-B.) indiquent que ces arbres peuvent fixer 130 et 20 kg N ha^{-1} an^{-1}, respectivement (Binkley, 1981).

productivité de certains sites. Les symbioses fixatrices d'azote des légumineuses à Rhizobium et des non-légumineuses actinorhiziennes des régions tempérées peuvent fixer jusqu'à 300 kg N ha^{-1} an^{-1}, ce qui permet amplement de combler le déficit potentiel en azote. L'utilisation ou non des légumineuses et des non-légumineuses actinorhiziennes en gestion forestière dépend évidemment de leur compatibilité avec les sites et les principaux peuplements forestiers.

L'utilisation d'espèces forestières à croissance rapide, l'application de courtes rotations et la récolte de tiges et d'autres parties des arbres vont créer d'autres problèmes que la perte d'azote. Il peut très bien se produire des pertes de phosphore et de bases, lesquelles doivent être compensées par l'utilisation d'engrais, mais le plus grand problème touche la perte de la matière organique du sol forestier. Cette matière organique fournit un substrat aux microorganismes qui participent aux diverses transformations de l'azote, et fournit aussi des sites d'échange ionique qui retiennent dans le sol des ions qui seraient mobiles autrement; il est essentiel que le sol en conserve assez pour garder sa fertilité.

3,0 MAINTIEN DE LA TENEUR EN AZOTE DU SOL

Depuis toujours, l'application d'engrais et la préparation du site par brûlage, scarification ou désherbage à l'aide d'herbicides, sont les techniques de gestion des sols forestiers utilisées par les forestiers canadiens. La manipulation du couvert végétal, notamment le remplacement des espèces forestières ou l'implantation de peuplements mixtes, est un autre moyen de modifier les sols. La composition des exsudats des feuilles et des racines vivantes et les caractéristiques de la litière des feuilles et des racines sous divers couverts forestiers influent fortement sur les propriétés physiques et chimiques de la matière organique du sol et sur l'activité des biotes terricoles. La végétation forestière est rarement utilisée dans la gestion des sols forestiers en Amérique du Nord, sauf pour restaurer des sites perturbés par des activités minières.

Les symbioses et les organismes fixateurs d'azote n'ont pas été largement utilisés au Canada dans la gestion des sols forestiers malgré leur considérable potentiel stabilisateur et leur possible apport en azote et en matière organique. Les légumineuses sont largement utilisées en agriculture, même si elles ont été carrément supplantées comme sources d'azote par les engrais chimiques tels l'ammoniac, les sels d'ammonium, les nitrates, l'urée et les dérivés de l'urée. Les légumineuses et les non-légumineuses ont été utilisées pour la plantation d'agrément et la remise en état des terres au Canada, mais pas à grande échelle. Environ 206 000 non-légumineuses actinorhiziennes seulement (par ex. Elaeagnus spp., Alnus spp., etc.) ont été cultivées dans les pépinières gouvernementales en 1978 comparativement à 7,4 millions aux États-Unis (Fessenden, 1979). La fertilisation est de loin la méthode d'amélioration des sols forestiers la plus répandue, mais au Canada, même cette méthode est étonnamment peu utilisée malgré l'appauvrissement de nombreux sols forestiers. De 10 000 à 15 000 ha^{-1} an^{-1} environ de forêts canadiennes sont fertilisées chaque année, comparativement à 204 000 ha^{-1} an^{-1} en Suède et à 91 000 ha^{-1} an^{-1} aux États-Unis (Burgess, 1983). La très grande utilisation d'engrais en Europe est l'indice d'une intense gestion forestière et du besoin de maintenir le rendement. Au Canada, toute intensification de la gestion forestière nécessitera une gestion beaucoup plus active des sols, y compris l'épandage d'engrais et l'utilisation d'autres techniques.

Dans la plupart des cas, les forêts ont été fertilisées de façon empirique. Un intérêt particulier a été accordé à la réaction des arbres (croissance, teneur nutritive des feuilles, etc.) au détriment des effets sur les biotes du sol. Les effets sur les sols forestiers ne sont pas encore bien connus par rapport aux sols agricoles. Dans les sites forestiers appauvris où la proportion du carbone à l'azote est élevée (par ex. les sols forestiers assez acides et riches en humus), l'application d'engrais azotés peut stimuler la croissance des arbres et l'activité des microorganismes du sol. L'application de nitrates risque d'accélérer la minéralisation et la nitrification de la matière organique, et de mener à une perte subséquente de nitrates libres et de matière organique. Bon nombre de sols agricoles se sont appauvris en azote et en matière organique par suite de perturbations ou d'une fertilisation excessive (Campbell et al., 1976).

Compte tenu de tous ces facteurs et du fait que la production d'engrais azotés requiert beaucoup d'énergie par rapport à d'autres engrais (tableau 7), et qu'environ 40 % de l'azote épandu est perdu sous forme de gaz ou de

Tableau 7. Énergie requise pour la production d'engrais (d'après Burgess, 1983 et David et Blouin, 1977)

Engrais	Énergie par tonne N (kJ x 10^6)
Engrais azotés	
Ammoniac	44
Urée solide	52
Solution d'urée	47
Nitrate d'ammonium solide	53
Solution de nitrate d'ammonium	49
Engrais phosphaté	Énergie par tonne P_2O_5 (kJ x 10^6)
Procédé humide, acide	11
Superphosphate triple	12
Superphosphate normal	2
Engrais potassiques	Énergie par tonne K_2O (kJ x 10^6)
Chlorure de potassium	4

lessivats (Konkles, 1973; Knowles, 1965), il est clair que, malgré leur valeur comme outils de gestion, les engrais azotés doivent être utilisés avec précaution. Une attention particulière doit être accordée aux coûts énergétiques, aux effets sur l'équilibre entre les éléments du sol, et à leurs répercussions sur les processus pédologiques liés à la minéralisation et la nitrification. L'application d'engrais ne constitue pas le seul moyen de maintenir la productivité des sites en foresterie intensive; il faudra des solutions biologiques. Les symbioses fixatrices d'azote ont le potentiel, semble-t-il, de maintenir les teneurs en azote et en matière organique du sol.

4,0 PHÉNOMÈNE DE LA FIXATION DE L'AZOTE

4,1 Organismes libres

La fixation de l'azote par des organismes libres (tableau 8) ou symbiotiquement associés aux plantes supérieures (tableaux 9 et 10) existe à l'échelle mondiale et en particulier dans les sols appauvris des tropiques. Les bactéries aérobies, anaérobies et anaérobies facultatives fixatrices d'azote font partie de la population normale du sol, et l'abondance et l'activité de ces organismes sont fonction de divers facteurs tels que l'apport énergétique, l'état hygrométrique et le pH du sol.

Certaines bactéries nitrifiantes tolèrent les sols acides (par ex. Beijerinckia qui tolère un pH de 4,0 à 5,0), tandis que d'autres, comme Azotobacter, ne peuvent vivre en milieu acide (Hendrickson et al., 1982). Un milieu anaérobie humide est propice à la fixation de l'azote, et dans des microsites tant aérobies qu'anaérobies, beaucoup de bactéries aérobies et anaérobies peuvent fixer l'azote (Rice et al., 1967). L'azote est aussi fixé en grande quantité dans la rhizosphère (Richards, 1973). Bien que les bactéries libres diazotrophes soient très communes et répandues, elles sont assez peu efficaces au prix des systèmes fixateurs d'azote associés à la photosynthèse.

Les bactéries libres phototrophes et fixatrices d'azote (qui utilisent l'énergie solaire pour la photosynthèse du CO_2) (tableau 8) ont leurs propres réserves d'énergie et sont beaucoup plus efficaces pour fixer l'azote que d'autres bactéries libres. Elles comprennent les algues bleues aérobies mentionnées auparavant ainsi que les bactéries phototrophes anaérobies et facultatives. Les bactéries anaérobies Chromatium et Chlorobium oxydent le soufre, les sulfures et les sulfates, absorbant l'énergie par les pigments chlorophylliens et caroténoïdes et produisant des métabolites qui peuvent être utilisés pour la croissance et la fixation de l'azote (Postgate, 1978).

Les algues bleues aérobies (qui sont des vraies bactéries) sont les phototrophes les plus importantes. Elles se rencontrent dans les sols forestiers canadiens et colonisent les régions perturbées, les roches dénudées, les bâtiments, et de nombreux substrats peu fertiles. Elles croissent sur les troncs des arbres, à la surface des feuilles et sur la matière organique en décomposition, et elles constituent les principales fixatrices d'azote aérobies dans les océans (Postgate, 1978). Il ne faut pas sous-estimer la contribution de ces phototrophes libres et ubiquistes, mais il existe peu de données sur leur contribution au cycle de l'azote en milieu forestier.

4,2 Associations symbiotiques

Il existe deux grands types de symbioses fixatrices d'azote: la symbiose de légumineuses-Rhizobium et la symbiose de non-légumineuses actinorhiziennes et de l'actinomycète Frankia.

Les symbioses avec des légumineuses sont importantes en agriculture où elles sont utilisées pour améliorer les sols et produire des cultures comme celles des lentilles (Lens), des pois (Pisum) et des arachides (Apios), et des fourrages (par ex. Medicago). Les légumineuses croissent à l'état sauvage sur de nombreux sites, et tant la vesce (Vicia spp.) que le trèfle sauvage

Tableau 8. Genres de microorganismes libres qui comptent des microorganismes fixateurs d'azote (d'après Postgate, 1978)

Anaérobies stricts	*Clostridium* *Desulfovibrio* *Desulfomaculum*
Facultatifs[1]	*Klebsiella* *Bacillus* *Enterobacter* *Citrobacter* *Escherichia* *Propionibacterium*
Microaérophiles[2]	*Mycobacterium* *Thiobacillus* *Spirillum* *Aquaspirillum* *Methanosinus* *Rhizobium*
Aérobies	*Azotobacter* *Azotococcus* *Azomonas* *Beijerinckia* *Derxia*
Phototrophes	
1) Anaérobies	*Chromatium* *Chlorobium* *Thiopedia* *Ectothiospira*
2) Facultatifs	*Rhodopseudomonas* *Rhodospirillum*
3) Microaérophiles	*Plectonema* *Lyngbya* *Oscillatoria* *Spirulina*
4) Aérobies	*Anabena* *Nostoc* *Calothrix* *Gloeocapsa* etc.

[1] Ces microorganismes croissent en présence ou en l'absence d'oxygène atmosphérique lorsqu'ils sont alimentés en azote combiné, mais fixent l'azote uniquement par voie anaérobie.

[2] Ces microorganismes sont sensibles à l'oxygène, mais peuvent croître dans un milieu aérobie à faible pression partielle de l'oxygène.

Tableau 9. Genres de légumineuses à l'état sauvage[1] au Canada (nomenclature d'après Scoggan, 1978)

Genre	Nombre d'espèces
Amorpha L.	3
Amphicarpa Ell. (Amphicarpe bractéolée)	1
Anthyllis L. (Fetnie comestible)	1
Apios Medic. (Arachide)	1
Astragalus L. (Réglisse sauvage)	c. 40
Baptisia Vent. (Faux indigo)	c. 1
Caragana Lam.[2]	2
Cassia L. (Sené)	c. 1
Cercis L. (Gainier)[2]	1
Coronilla L. (Coronille inégale)	2
Cytisus L. (Genêt)[3]	c. 1
Desmodium Desv. (Desmodie)	9
Genista L. (Genêt des teinturiers)	1
Gleditsia L. (Févier d'Amérique)[2]	1
Glycyrrhiza L. (Réglisse)	1
Gymnocladus Lam. (Gros févier)[2]	1
Hedysarum L. (Sainfoin)	3
Lathyrus L. (Pois sauvage)	14
Lespedezia Michx. (Lespédézie à fleurs en têtes)	4
Lotus L.	9
Lupinus L. (Lupin)	28
Oxytropis D.C.	16
Psoralea L.	4
Robinia L. (Robinier)[2]	3
Strophostyles Ell. (Haricot sauvage)	1
Tephrosia Pers. (Galéga officinal)	1
Thermopsis R. Br.	1
Trifolium L. (Trèfle)	20
Ulex L. (Ajonc)[3]	1
Vicia L. (Vesce)	10

[1] La liste comprend certains genres introduits d'Eurasie qui se sont bien incorporés à la flore canadienne. Elle ne comprend pas les légumineuses agricoles introduites qui ne sont pas largement réparties. Cette liste est incomplète.

[2] Arbre ou gros arbuste.

[3] Arbuste ligneux.

Tableau 10. Genres des non-légumineuses à nodules racinaires (d'après Fortin et Carlisle, 1983)[3],[6]

Genre[1]	Famille[2]	Nbre d'espèces[1]	Habitat[2]	Distribution[2]	Emploi[1] [2]	Fixation de N dans certaines spp.
1. Alnus Ehr.	Bétulacées	25	Arbres et arbustes	Zones temp. N.	Fibre de bois	+
2. Colletia Comm. ex Juss	Rhamnacées	15	?	Am. S.	?	+
3. Discaria Hook.	Rhamnacées	15	Arbustes	Andes, Brézil, N.-Z. Australie	-	+
4. Ceanothus L.	Rhamnacées	40	Arbustes de sous-étage sp.	Am. N.	Arbuste d'agrément[2]	+
5. Shepherdia Nutt.	Élaéagnacées	3	Arbustes sp. de s-étage (Rocheuses)	Am. N.	Certaines spp. sont comestibles[2]	+
6. Hippophaë L.	Élaéagnacées	2	Arbustes	Zones temp. N.	-	+
7. Elaeagnus (Tourn.) L.	Élaéagnacées	30	Arbustes	Asie-Europe	Fruit comest[2]. Arbuste d'agrément	+
8. Coriaria Niss. ex L.	Coriariacées	10	Arbustes	Méditerranée Japon, N.-Z. Chili, Mexique	Peaux et colorant[2]	
9. Purshia DC	Rosacées[4] [5]	1	Arbustes	É-U	Broutage[1]	+
10. Cercocarpus H.B. et K.	Rosacées[4] [6]	10	Arbustes	Mexique, É-U	Broutage[1]	?
11. Dryas L.	Rosacées[4] [6]	2	Arbres	Arctique, Alpes	-	+
12. Casuarina L.	Casuarinacées	35	Arbres et arbustes	Australasie	Fibre de bois[2]	+
13. Myrica L.	Myricacées	45	Arbustes	Zones temp., N., Sous-tropicale	-	+
14. Comptonia l'Her.	Myricacées	1	Arbustes	Am. N.	-	+
15. Datisca L.	Datiscacées	2	Arbustes	É-U	-	+[3]
16. Arctostaphylos Adans.	Éricacées	32	Arbustes	Zones temp. N. Arctique	-	-

[1] Bond 1976, 1977; Burns et Hardy, 1975; Fortin et al., 1979.
[2] Willis, 1951.
[3] Winship et Chaudhary, 1979.
[4] La formation de nodules sur Rubus (Rosacées) a été rapportée dernièrement (Akkermans et Houwers, 1979).
[5] La liste des espèces est donnée dans Bond (1976).
[6] Il est maintenant établi que Cowania mexicana var. stansburyana (Torr.) eps. et Chamaebatia foliolosa (Rosacées) forment des symbioses fixatrices d'azote (Righetti et Munns, 1980; Helsey et al., 1980).

(Trifolium spp.) poussent dans les éclaircies et à l'orée des bois, et colonisent les milieux rocheux et les emprises des routes. Les légumineuses sont beaucoup plus communes sous les tropiques, où elles comprennent une grande variété d'arbres et de plantes alimentaires d'importance économique (National Academy of Sciences, 1979). Au total, il existe 18 000 espèces de légumineuses au vaste bagage génétique dans lequel les généticiens n'ont qu'à puiser. Beaucoup de légumineuses agricoles ne poussent que sur des sols bien éclairés et fertiles contenant suffisamment de bases. Le tableau 9 énumère les genres de légumineuses sauvages au Canada.

Les symbioses fixatrices d'azote des non-légumineuses actinorhiziennes avec le symbiote Frankia ne sont pas aussi fréquentes, ni variées ni aussi répandues que chez les légumineuses et ont donc reçu moins d'attention. Toutefois, elles s'établissent bien sur les sols très peu fertiles, comme ceux mis à nu par le recul des glaciers (Ugolini, 1968). Les plantes actinorhiziennes comprennent l'aulne (Alnus spp.), Comptonia sp. et Myrica spp. (tableau 10) associés pour la plupart aux écosystèmes forestiers et aux sites perturbés (Fortin et Carlisle, 1983).

4,2,1 Légumineuses

Les légumineuses forment une famille très vaste et diversifiée dont les genres augmentent en nombre du nord au sud. Il existe assez peu d'espèces sauvages au Canada comparativement aux tropiques, mais de nombreuses espèces, variétés et formes exotiques sont utilisées en agriculture. Leur importance en foresterie est restreinte car un bon nombre exigent une forte luminosité et une teneur élevée en bases.

Au Canada, les grandes formes arborescentes (Cercis L., Gleditsia L., et Robinia L.) sont circonscrites au sud de l'Ontario, où le climat est plus doux, tandis qu'aux États-Unis, elles forment la limite nord des populations de feuillus. Caragana arborescens Lam., grand arbuste vivace originaire d'Asie, croît en grande partie dans le centre du Canada et sert de haie ou de brise-vent dans les Prairies. Ulex L. et Cytisus L., deux arbustes ligneux naturalisés de l'Europe, poussent dans les régions à climat océanique et doux.

Au Canada, les formes arborescentes ligneuses productrices de fibres sont limitées aux régions à climat doux, mais les légumineuses herbacées pourraient être cultivées à grande échelle comme engrais vert afin d'améliorer les sols forestiers. Trifolium spp. (trèfle) est souvent utilisé dans les pépinières pour garder au sol sa teneur en azote et en matière organique.

Haines et De Bell (1979) ont dressé la liste des nombreuses légumineuses indigènes et naturalisées à potentiel forestier aux États-Unis, y compris certaines espèces d'importance agricole. Cette liste est plus longue que celle établie au Canada, en raison du climat plus doux des régions méridionales et côtières américaines. Certains genres énumérés poussent au Canada (par ex. Amphicarpa L., Baptisia Vent., Cassia Lam., Desmodium Desv., Trifolium L. et Vicia L.) et présentent un grand intérêt en foresterie.

Les légumineuses ne sont pas toutes capables de noduler et de fixer l'azote. La famille comprend trois grandes sous-familles: les Minosoïdées, les Césalpinioidées et les Papilionacées. Les deux premières poussent surtout

dans les régions tropicales tandis que la dernière comprend des espèces tropicales et tempérées (Scoggan (1978) ne différencie pas ces groupes dans les légumineuses du Canada). Environ 75 % des espèces appartenant à la sous-famille des Césalpinoïdées ne forment pas de nodules, contrairement à la plupart des Papilionacées. Les Mimosoïdées sont intermédiaires à cet égard (Richards, 1976). La plupart des légumineuses canadiennes produisent des nodules.

4,2,2 Non-légumineuses actinorhiziennes

Les non-légumineuses actinorhiziennes et leurs symbiotes Frankia sont toutes des arbres ou des arbustes pérennes et comme telles, suscitent beaucoup moins d'intérêt que les légumineuses annuelles ou bi-annuelles dont la contribution en agriculture est très importante. Seize genres de non-légumineuses (tableau 10) forment des nodules, mais on n'a pas montré qu'Arctostaphylos Adans fixe l'azote. Les chercheurs ont découvert récemment que Datisca L. nodulait et fixait l'azote par association symbiotique et il ne fait aucun doute que d'autres associations symbiotiques seront trouvées (Fortin et Carlisle, 1983; Bond, 1976, 1977; Burns et Hardy, 1975; Fortin et al., 1979; Willis, 1951).

Les symbioses de Rhizobium se limitent à la famille des Légumineuses dont l'infection bactérienne des membres tient à des traits physico-chimiques héréditaires de leurs racines. À l'opposé, la nodulation et la fixation de l'azote par des symbioses de Frankia se produisent chez de nombreuses familles (Bétulacées, Rhamnacées, Eléagnacées, Coriacées, Rosacées, Casuarinacées, Myricacées et Datiscacées) (tableau 10). Toutes ces familles comprennent des membres dont la structure physico-chimique des racines les rend susceptibles à une infection par Frankia, ce qui suppose une grande diversité chez cet actinomycète.

Les non-légumineuses actinorhiziennes croissent sous une grande variété de climats, des régions arctiques et tempérées du nord (Dryas, Comptonia, Alnus) aux régions subtropicales (Casuarina). La plupart des genres sont implantés dans les régions tempérées, et les Myrica sont acclimatées tant aux zones tempérées du Nord qu'aux zones subtropicales. Ces plantes actinorhiziennes sont trouvées à un certain degré dans l'hémisphère sud (par ex. Coriaria, Discaria, Casuarina) (tableau 10).

Le pool génétique des plantes actinorhiziennes est donc très vaste et diversifié en plus d'être peu utilisé et peu connu. Certaines espèces ont sans aucun doute un potentiel en foresterie. Les plantes actinorhiziennes comprennent des formes arborescentes à haut potentiel forestier, tant pour l'amélioration des sols que pour la production de la fibre, en particulier chez le genre Alnus Ehr.

4,2,3 Aulnes au Canada

La taxonomie des aulnes au Canada et aux États-Unis est complexe et la nomenclature est truffée de synonymes et de termes imprécis. Certains auteurs donnent rang d'espèce à une variante, tandis que d'autres la considèrent comme une sous-espèce ou une variété. On pense notamment aux populations d'Alnus crispa (Ait.) Pursh. et d'A. rugosa (Du Roi) Spreng., caractérisées par une large répartition et une grande variabilité morphologique. Certaines

variantes ont été mal identifiées. Ainsi, on pensait qu'Alnus rhombifolia Nuttall, un grand arbre de 25 m qui pousse sur la côte de la Californie et dans les vallées intérieures sèches du sud-ouest de l'Oregon (Johnson, 1968a), était indigène dans le sud de la Colombie-Britannique, mais Scoggan (1978) mentionne que les populations canadiennes en question sont composées d'Alnus crispa spp. sinuata (Regal) Hult. et d'A. rhombifolia échappés de culture.

Scoggan (1978), dans un ouvrage complet intitulé Flora of Canada, a simplifié la taxonomie des aulnes du Canada (tableau 11). Il ne considère pas l'aulne à feuilles minces de l'Ouest (A. tenuifolia Nuttall) comme une essence distincte, mais plutôt Alnus crispa var. occidentalis (Dippel) Hitchcock. De même, l'aulne de Sitka (Alnus sinuata) (Regel) Rydberg est désigné comme Alnus crispa spp. sinuata (Regel) Hulten (Scoggan, 1978; Johnson, 1968a). Selon Scoggan (1978), les essences les plus répandues au Canada sont Alnus crispa (Ait.) Pursh. et Alnus rugosa (Du Roi) Spreng., surtout des arbustes (Johnson, 1968b; Clarkson, 1960). Toutefois, A. rugosa peut atteindre 10 m de hauteur et avoir des variantes arborescentes de plus grande taille encore. Les grandes populations de ces aulnes n'ont pas été étudiées en détail, mais ces

Tableau 11. Taxonomie d'Alnus Ehrhart au Canada (d'après Scoggan, 1978)

Famille: Bétulacées Genre: Alnus (aulne)

Genre et espèce	Sous-espèce	Variété	Forme	Hauteur max. (m)	Habitat
Alnus crispa (Ait.) Pursh. Aulne crispé	sinuata (Regel) Hulten				Arbustes
	crispa	mollis Fern.			
		elongata Raup.			
		crispa	stragala Fern.		
			crispa	c. 4	
Alnus rugosa (Du Roi Spreng. Aulne rugueux	-	serrulata (Ait.) Winkler			Arbustes et petits arbres
		occidentalis (Dippel) Hitchcock			
		americana (Regel) Fern.	hypomelace Fern.		
		rugosa	tymophylla Fern.		
			americana		
			emersoniana Fern.		
			rugose	c. 10	
Alnus rubra Bongard (Aulne rouge (E-U))	-	pinnatisecta Starker	-	20	Arbustes et arbres

deux espèces sont variables et se prêtent sans doute bien à la sélection et à l'amélioration génétique. On pourrait également envisager l'hybridation des espèces arbustives pérennes et des espèces indigènes et exotiques arborescentes. Ces genres ont l'avantage de se propager facilement à partir des semis et par culture tissulaire (Brown, 1981).

L'aulne rouge (Alnus rubra Bongard) forme des arbustes vigoureux et des arbres de plus de 20 m de hauteur. Il pousse le mieux sur les sols humides et fertiles des régions côtières de la Colombie-Britannique et de la Californie, et atteint le cercle polaire sur les sites côtiers. Il envahit en densité excessive les forêts de coupe, de sorte que les forestiers nourrissent des sentiments ambivalents à son sujet (Tarrant, 1977). Dans les peuplements serrés ou de liards et d'aulnes mélangés, le rendement de l'aulne rouge est très élevé et la fibre peut être utilisée à des fins multiples (Smith, 1967; Briggs et al., 1978). Dans certaines régions, l'aulne rouge a un potentiel élevé pour la production de fibre et l'amélioration des sols. Bien que certaines provenances de l'Idaho (Johnson, 1968b) se soient apparemment faites au climat continental du centre du Canada, l'aulne rouge n'a pas de potentiel élevé dans ces régions froides, sauf comme matériel génétique pour l'amélioration des arbres.

Certains aulnes arborescents introduits se sont bien adaptés au climat canadien. Alnus glutinosa (L.) Gaertn., l'aulne noir d'Europe et d'Asie, croît dans le sud de l'Ontario, en Nouvelle-Écosse et à Terre-Neuve, et semble s'être naturalisé à certains endroits (Scoggan, 1978). Dans son aire de dispersion naturelle (de l'Europe occidentale à l'Asie occidentale, du nord de la Scandinavie à l'Asie mineure), il forme des arbres de 20 à 40 m de hauteur poussant sur une variété de sols humides. Malgré les tests et les travaux de sélection sur les sujets européens, les grandes populations d'aulnes noirs du nord ne sont pas encore bien connues; elles pourraient peut-être fournir du matériel directement ou par amélioration génétique (McVean, 1953a, b, 1955, 1956a, b; Clapham et al., 1952).

Alnus incana (L.) Moench, l'aulne gris, se présente souvent sous une forme arbustive, mais il peut également atteindre 20 m de hauteur. Il pousse sur des sols appauvris et son territoire s'étend du nord de l'Europe aux Apennins de l'Italie (Clapham et al., 1952). Sélectionné, il pourrait avoir un potentiel au Canada.

Six espèces seulement ont été mentionnées ci-haut. Plus tôt au cours de ce siècle, Willis (1951) n'a identifié que 25 espèces, mais des analyses taxonomiques récentes menées par Furlow (1974, 1979a, 1979b) ont permis de recenser au moins 200 espèces. Les analyses détaillées d'Alnus par Furlow (1974, 1979a, b) et de Murai (1964) diffèrent de la classification utilisée par Scoggan (1978). Furlow et Murai ont identifié trois sous-genres, soit Alnus, Clethropsis et Alnobetula. Dans cette classification, l'espèce canadienne A. rugosa (tableau 11) devient la sous-espèce A. incana rugosa du sous-genre Alnus, tandis qu'A. crispa devient la sous-espèce Alnus viridis crispa du sous-genre Alnobetula. Alnus rubra demeure une espèce du sous-genre Alnus. Il est recommandé d'utiliser la classification plus simple de Scoggan (1979) en sylviculture malgré la possible préférence des généticiens pour une classification taxonomique plus détaillée.

Les nombres chromosomiques d'Alnus sont étudiés plus loin dans le rapport, mais mentionnons pour l'instant que, bien qu'on s'entende généralement sur un nombre chromosomique <<normal>> pour l'aulne de n=28, certains travaux tendent à montrer que l'aulne est une essence <<normalement>> tétraploïde (4n=28) et que la forme haploïde <<de base>> est n=7, et qu'un aulne de composition 2n=14 est peut-être polyploïde (Chiba, 1966; Gram et al., 1941; Hall et Maynard, 1979).

Il existe de nombreuses essences et variétés d'aulnes conservées dans plusieurs jardins botaniques et parcelles expérimentales au Canada et aux Etats-Unis. Ainsi, au Jardin botanique de Montréal, il y a une petite collection intéressante d'aulnes asiatiques dans l'arboretum. La population d'A. rhombifolia dans l'Ouest américain est également digne d'intérêt. Avant d'utiliser l'aulne dans quelque mesure que ce soit, il serait préférable d'examiner, de répertorier et de tester ces génotypes exotiques dans le cadre de programmes canadiens.

5,0 GÉNÉTIQUE ET MÉCANISMES DE LA FIXATION DE L'AZOTE

5,1 Mécanismes

La fixation de l'azote est la réduction anaérobie de l'azote gazeux (N_2) en ammoniac par l'enzyme nitrogénase en présence d'un donneur d'énergie, l'ATP (triphosphate d'adénosine).

La molécule N_2 formée de deux atomes, contient une triple liaison stable (N≡N) dont la dissociation requiert beaucoup d'énergie. Cette triple liaison rend la molécule passablement inerte, et incapable d'intervenir directement dans le métabolisme des végétaux supérieurs.

La triple liaison explique les coûts énergétiques élevés de la fabrication d'engrais azotés (tableau 7) par rapport à d'autres engrais. Par le procédé industriel Haber-Bosch, cette liaison est brisée par un catalyseur à base de magnésium ou autre porté au rouge, à des pressions élevées (Fortin et Carlisle, 1983). Le procédé utilise le gaz naturel comme source d'hydrogène, et le gaz naturel, le pétrole ou l'énergie électrique comme source de chaleur.

La fixation biologique de l'azote effectue cette conversion à des températures normales, en présence d'une source d'énergie, et ce en raison des propriétés uniques de la nitrogénase. L'énergie est fournie par l'hydrolyse de l'ATP en ADP (diphosphate d'adénosine).

La réaction est résumée comme suit:

$$N_2 + 3H_2 \xrightarrow[ATP \quad ADP]{\text{nitrogénase}} 2NH_3$$

La nitrogénase est inhibée par l'oxygène, et de faibles concentrations d'oxygène sont requises pour la réaction. La chimie de la fixation de l'azote est complexe et de plus amples détails sont donnés dans les rapports de Postgate (1978) et de Burns et Hardy (1975).

La nitrogénase a des propriétés spécifiques qui font intervenir une certaine auto-régulation (Postgate, 1978):

1) L'enzyme est constituée de deux protéines, l'azoferrédoxine (protéine contenant du fer) et la molybdoferrédoxine (protéine contenant du fer et du molybdène). Le processus peut être inhibé en cas de carences de fer et de molybdène.
2) La nitrogénase est décomposée par l'oxygène. Les microorganismes fixateurs d'azote et les plantes-hôtes ont des mécanismes d'élimination de l'oxygène à proximité des sites d'activité enzymatique.
3) L'enzyme peut transformer l'ATP en ADP et libérer l'énergie nécessaire à la conversion de l'azote par l'hydrogène.
4) L'enzyme est inhibée par l'ADP qui agit comme élément auto-régulateur dans la réaction ATP ADP.
5) La nitrogénase réduit non seulement l'azote gazeux à triple liaison, mais elle peut également réduire d'autres molécules à triple liaison, ce qui permet de mesurer son activité en laboratoire.

6) L'enzyme réduit les ions d'hydrogène (H+) en molécules d'hydrogène gazeux, ce qui peut provoquer des pertes d'hydrogène et donc d'énergie.

La source d'énergie est composée de molécules du type MgATP; le magnésium et le phosphore sont deux éléments essentiels aux mécanismes. Le transfert d'électrons et la molécule MgATP semblent être reliés à l'azoferrédoxine (protéine de fer) où la molécule MgATP est hydrolysée en ADP. La molybdoferrédoxine (protéine contenant du fer et du molybdène), un site important de réduction, est essentielle aux mécanismes, car le molybdène est un catalyseur spécifique de la réduction. La fixation de l'azote semble être optimale à la température de 25°C et à pH neutre. De basses températures peuvent inhiber l'activité de la nitrogénase (Burns et Hardy, 1975; Postgate, 1978; Schrauzer, 1977; Stiefel, 1977; Fortin et Carlisle, 1983).

Les forestiers qui envisagent d'utiliser les symbioses fixatrices d'azote en aménagement forestier doivent bien comprendre le processus et tenir compte des besoins associés en éléments nutritifs, notamment en Mg, en Mo et en P. Les symbioses fixatrices d'azote ont le plus fort potentiel sur des sols appauvris, mais toute carence grave en ces éléments nutritifs entraînera probablement l'inhibition des mécanismes de fixation de l'azote. Sur des sols très pauvres, il faudra sans doute utiliser aussi des engrais chimiques et améliorer l'absorption de phosphore par des moyens biologiques (par ex. les mycorhizes) afin d'assurer l'efficacité des symbioses fixatrices d'azote.

La quantité d'azote fixé dépend dans une large mesure de l'apport énergétique. Comme il a déjà été mentionné, les organismes libres non photosynthétiques qui vivent hors des rhizosphères utilisent des éléments de leur substrat comme les matières organiques pour obtenir l'énergie, et fixent des quantités assez faibles d'azote. L'énergie libérée par les exsudats racinaires riches en hydrates de carbone peut être abondante dans la rhizosphère, mais cette zone abonde en organismes du sol qui concurrencent les organismes fixateurs d'azote.

Les algues bleues libres sont des organismes photosynthétiques qui se procurent ainsi l'énergie pour fixer l'azote atmosphérique. Elles peuvent fixer des quantités considérables d'azote (tableau 6) dans les horizons supérieurs du sol, dans les feuilles des plantes, et dans les milieux aquatiques. Ces organismes n'ont pas fait l'objet d'études approfondies au Canada.

Les symbioses fixatrices d'azote, des microorganismes en étroite association avec des herbacées, des arbres et des arbustes photosynthétiques, fournissent l'énergie sous forme de photosynthétats, ce qui leur permet de fixer jusqu'à 300 kg N ha^{-1} an^{-1} (tableau 6).

Le processus de fixation de l'azote peut s'accompagner de fuites d'hydrogène, ce qui correspond à une perte d'énergie transportée par l'ATP pour l'association symbiotique plante-microorganismes. Ces fuites d'hydrogène signifient qu'une partie seulement de l'hydrogène provenant de la dissociation de l'eau s'associe à l'azote, et que le produit final n'a pas d'utilité métabolique. Une nitrogénase acellulaire produit de l'hydrogène en l'absence d'azote ou d'un récepteur d'hydrogène similaire.

Certaines bactéries fixatrices d'azote peuvent réduire ces pertes d'hydrogène, d'autres pas. Par exemple, Azobacter ne libère habituellement pas d'hydrogène, car elle contient une forme d'hydrogénase qui catalyse l'absorption d'hydrogène plutôt que son dégagement. Lorsque l'activité hydrogénase d'Azobacter est inhibée par l'acétylène ou l'oxyde de carbone, il y a un dégagement perdu d'hydrogène. Par contre, Klebsiella et Clostridium dont l'ATP est peu efficace ne possèdent pas ce type de système hydrogénase et dégagent de l'hydrogène en phase anaérobie (Postgate, 1978).

Certaines légumineuses libèrent de grandes quantités d'hydrogène. Les symbioses à Rhizobium du soja et du pois cultivé ont un potentiel fixateur d'azote assez faible; 55 et 39 %, respectivement de l'activité nitrogénase de ces deux légumineuses sont dérivés sur la production inutile d'hydrogène. Ces pertes d'hydrogène sont telles qu'elles ont attiré l'attention des chercheurs intéressés à l'obtention du combustible hydrogène sans les dépenses considérables d'énergie requise à partir du charbon, du pétrole, du gaz ou de l'électricité, mais les progrès réalisés dans ce domaine sont assez minces (Postgate, 1978; Fortin et Carlisle, 1983). Les symbioses actinorhiziennes de Frankia ne semblent pas libérer beaucoup d'hydrogène, mais des données supplémentaires sont requises. Les symbioses de Rhizobium semblent offrir des possibilités pour la sélection et la manipulation génétiques, notamment en vue d'obtenir des souches à activité nitrogénase plus efficace.

La régulation de l'oxygène au site de l'activité nitrogénase anaérobie est complexe, mais présente des perspectives intéressantes du point de vue de la recherche. Chaque groupe végétal est doté de mécanismes propres qui permettent d'approvisionner, en quantité juste suffisante, les bactéries en oxygène, ce qui favorise la multiplication et la formation d'ATP sans inhiber l'activité de la nitrogénase, qui est sensible à l'oxygène. L'algue bleue est un microorganisme photosynthétique qui produit de l'oxygène à l'intérieur des cellules; cet oxygène ne doit pas atteindre le site de l'activité nitrogénase.

Dans certains cas, l'oxygène est régularisé simplement par la respiration. Certains organismes fixateurs d'azote, comme Clostridium pasteurianum et Desulfovibrio desulfuricans, réduisent les sulfates, ce qui élimine le problème d'oxygène. D'autres bactéries, comme l'aérobie Beijerinckia, sécrètent une enveloppe muqueuse polyosidique qui empêche l'oxygène d'atteindre la nitrogénase. Parfois, la nitrogénase semble adopter une configuration moléculaire inactive; lorsque la quantité d'oxygène diminue, l'enzyme redevient active. Les algues bleues photosynthétiques forment des hétérocystes le long des filaments, ce qui isole la nitrogénase des zones photosynthétiques productrices d'oxygène, localisées sur les filaments (Postgate, 1978; Chatarpaul et Carlisle, 1983).

Le système d'exclusion de l'oxygène des légumineuses à Rhizobium comprend une hémoprotéine semblable à l'hémoglobine. L'hème des légumineuses a une forte affinité avec l'oxygène et contrôle la pression partielle d'oxygène au site de l'activité nitrogénase, de sorte que la quantité d'oxygène introduite est suffisante pour assurer le métabolisme de la bactérie sans endommager la nitrogénase. La plante-hôte qui réagit avec Rhizobium produit de l'hémoglobine, et les Rhizobium isolés à croissance rapide ne semblent pas capables de fixer l'azote in vitro; ils sont donc dépendants de la plante-hôte. Certains Rhizobium à croissance lente semblent capables de fixer l'azote hors de la

plante-hôte, mais il est nécessaire de réduire la quantité d'oxygène (Postgate, 1978). Cette dépendance entre la bactérie et la plante-hôte pour la production de l'hème signifie que le nombre de gènes en cause est beaucoup plus grand que si les microorganismes régularisaient eux-mêmes l'oxygène et l'activité nitrogénase. C'est pourquoi les généticiens éprouvent de la difficulté à transférer Rhizobium à des plantes autres que les légumineuses afin de former des symbioses fixatrices d'azote. Non seulement doivent-ils tenir compte de la résistance de la plante-hôte à l'infection, mais ils doivent aussi maintenir la production de l'hème, ce qui entraîne la manipulation de nombreux gènes.

La situation est moins complexe avec les associations symbiotiques de non-légumineuses actinorhiziennes et de l'actinomycète Frankia (par ex. Alnus spp., Myrica spp., etc.). Frankia semble être autonome pour l'exclusion de l'oxygène et capable de fonctionner sans les plantes-hôtes, ce qui présente des avantages certains pour les manipulations génétiques puisqu'il n'est pas nécessaire de tenir compte des systèmes producteurs de hème des plantes-hôtes (Fortin et Carlisle, 1983).

5,2 Génétique

Les bactéries (comme Rhizobium) possèdent un chromosome en anneau porteur de gènes et un ou plusieurs plasmides, beaucoup plus petits que le chromosome principal, aussi porteurs de gènes. Les gènes responsables de la fixation de l'azote et de sa régulation sont appelés <<gènes NIF>>. Chez Klebsiella, par exemple, ces gènes sont situés sur le chromosome principal, entre les gènes responsables de l'absorption de l'acide shikimique (SHI) et ceux de la synthèse de l'histidine (HIS). Postgate (1978), en décrivant rapidement les gènes, indique que le matériel NIF comprend deux gènes (K et D) codés pour la production de la molybdoprotéine de la nitrogénase, un gène (H) responsable de la production de la ferrédoxine et trois gènes régulateurs (E, A et L). Il y a aussi les gènes F et B responsables, respectivement, de la réduction de la nitrogénase et de la formation partielle de la molybdoprotéine. Depuis, on a découvert l'existence de 17 autres gènes NIF, dont cinq ont une fonction inconnue (Stewart, 1982). Alors que les gènes NIF sont localisés sur le chromosome principal chez Klebsiella, il semble que chez Rhizobium, le symbiote des légumineuses, ils se trouvent sur de gros plasmides avec les gènes de la nodulation et de la spécificité du choix des plantes-hôtes (Stewart, 1982). La présence de plasmides chez Frankia a été démontrée par Normand et al. (1983).

Les plasmides permettent le transfert interbactérien du matériel génétique (ADN) par conjugaison pseudosexuelle, de sorte que les gènes NIF actifs peuvent être transmis aux bactéries normalement non fixatrices d'azote. Ces gènes peuvent également être transférés à de nouveaux hôtes bactériens par les bactériophages (virus bactériens) (Postgate, 1978).

Comme il a déjà été mentionné, bien qu'il soit possible de transférer les gènes NIF à des bactéries libres qui fixeront subséquemment l'azote, celles-ci n'établiront pas nécessairement de symbioses fixatrices d'azote avec de nombreux hôtes. Le transfert d'une symbiose fixatrice d'azote d'une plante supérieure à une autre est difficile à réaliser car il faut briser les défenses anti-bactériennes de l'hôte et développer un système de régulation de

l'oxygène chez le nouvel hôte lorsque le microorganisme (par ex. Rhizobium) n'est pas autonome.

Il existerait une spécificité chez les légumineuses et les non-légumineuses actinorhiziennes. Les légumineuses sont divisées en sept groupes. Dans chaque groupe, les plantes forment des nodules avec la même souche Rhizobium, mais ne nodulent habituellement pas les souches bactériennes d'autres groupes. Les sept groupes sont les suivants: le pois des champs (Pisum), la luzerne (Medicago), le trèfle (Trifolium), le lupin (Lupinus), le pois potager (Phaseolus), le soya (Soya) et le pois à vache (Vigna). Chaque groupe est subdivisé en sous-groupes hautement spécifiques. Les souches de Rhizobium diffèrent quant à leur capacité de former des nodules avec certaines légumineuses et de fixer l'azote. Une souche très efficace dans un cas peut l'être beaucoup moins dans l'autre puisque le processus de fixation de l'azote varie selon la plante-hôte et la bactérie (Richards, 1976).

Le symbiote Frankia des plantes actinorhiziennes a aussi une certaine spécificité, toutefois moins importante que celle de Leguminosae. Ainsi, un genre donné de Frankia peut ne pas infecter les plantes d'un autre groupe que le sien, et les inoculums provenant de Hippophaë rhamnoides et de Coriaria myrtifolia ne nodulent pas sur Alnus glutinosa. Elaeagnus peut noduler un peu avec l'aulne, mais alors que les inoculums de Myrica le peuvent aussi, le nombre de nodules par plant est faible (Rodriguez-Barrueco, 1979) (tableau 12). L'actinomycète des nodules de Comptonia peregrina peut inoculer

Tableau 12. Effet des inoculums faits à partir de nodules de sources diverses sur la nodulation de six non-légumineuses actinorhiziennes[1] (d'après Rodriguez-Barrueco et Miguel, 1979)

Plante-hôte	Source inoculante	Nodulation (%)	Nombre moyen de nodules par plante	Fixation de l'azote
Alnus glutinosa	Elaeagnus angustifolia	57	5	+
	Hippophaë rhamnoides	0	-	-
	Coriaria myrtifolia	0	-	-
	Myrica faya	40	3	?
	M. gale	100	20	+
Elaeagnus angustifolia	Alnus glutinosa	14	-	?
Coriaria myrtifolia	Alnus glutinosa	0	-	-
	Hippophaë rhamnoides	100	22	+
	Myrica faya	100	12	+
	M. gale	100	14	+
Myrica faya	Alnus glutinosa	100	2	+
	Coriaria myrtifolia	100	3	+
	Hippophaë rhamnoides	100	2	+
	Myrica gale	100	2	+

[1] Inoculums obtenus par immersion des racines dans une suspension de nodules broyés. Les plants furent nourris avec une solution de Crone exempte d'azote ayant un pH de 5,4 pour Alnus, de 7,2 pour Coriaria et de 6,3 pour Myrica.

les semis d'Alnus cordata, d'A. crispa, A. rugosa, A. rubra et A. serrulata, mais non les semis d'Alnus glutinosa (Lalonde et Calvert, 1979). Il y a un degré d'incompatibilité entre les genres (par ex. Coriaria) (Richards, 1976).

Plusieurs bactéries du sol semblent participer à la nodulation de l'aulne rouge avec l'actinomycète Frankia provenant de Comptonia peregrina (souche CpI1). Knowlton et al. (1979) ont découvert que lorsque des semis d'aulne rouge aseptisés étaient cultivés sur gélose Hoagland diluée dans des éprouvettes stérilisées inclinées, les plants infectés par l'actinomycète Comptonia CpI1 ne formaient pas de nodules. Après inoculation par Frankia, des nodules se sont formés en présence de quatre bactéries (toutes étaient des bâtonnets mobiles gram négatif). Les nodules contenaient les actinomycètes à vésicules. La souche CpI1 pure de Frankia n'a pas réussi à amorcer la nodulation de Comptonia peregrina ou de Myrica gale dans une culture axénique stricte. Il semble qu'avec certaines souches d'actinomycètes, du moins, des organismes <<auxiliaires>> sont nécessaires pour assurer la nodulation, ce qui illustre la complexité des relations entre les microorganismes de la rhizosphère. Dernièrement, Perinet et Lalonde (1983) ont réussi à inoculer Frankia à un plan d'Alnus crispa obtenu par culture tissulaire en milieu aseptique. Les forestiers qui envisagent d'utiliser des non-légumineuses actinorhiziennes devront sélectionner des inoculums actinorhiziens efficaces et compatibles.

L'apparition dans l'évolution de la fixation de l'azote suscite une controverse. Malgré la présence dans des roches précambriennes (âgées de plus de 3 x 10^9 ans) de traces d'organismes semblables aux algues bleues hétérocystes, et malgré le nombre élevé de bactéries anaérobies assez primitives qui fixent l'azote, Postgate (1978) soutient que le phénomène ne remonte pas nécessairement à une époque très lointaine. Il s'interroge sur les avantages de la fixation de l'azote à une époque où l'atmosphère de la Terre ne contenait presque pas d'oxygène, mais un peu d'ammoniac libre. De plus, il y a eu peu de divergence évolutive depuis que l'ammoniac a été virtuellement éliminé de l'atmosphère, il y a très longtemps. Selon le même chercheur, la fixation de l'azote, qui peut être réalisée soit par les bactéries aérobies, soit par les bactéries anaérobies, pourrait être un phénomène assez récent dans l'évolution, postérieur à l'apparition d'oxygène dans l'atmosphère et à l'épuisement par les plantes de l'azote combiné (ammoniac, nitrates, etc.) à la surface de la Terre. Si tel était le cas, la fixation de l'azote serait nouvelle sur le plan évolutif. Les <<hétérocystes>> précambriens pourraient alors avoir été des organismes ressemblant à des spores et n'ayant rien à voir avec de l'azote.

La sélection et l'amélioration génétique des plantes supérieures comme l'aulne (connu pour son potentiel fixateur d'azote) et des symbiotes microbiens comme Frankia présentent des perspectives prometteuses. La sélection d'aulnes et de souches Frankia fut l'un des objectifs des recherches entreprises dans le cadre du programme ENFOR et dont il sera question plus loin dans le rapport.

5,3 Mesure de la fixation de l'azote

Les taux de fixation de l'azote dans une forêt peuvent être calculés en faisant le bilan de chaque peuplement et en évaluant la quantité d'azote accumulé. Cette méthode présente toutefois un inconvénient: l'azote total

doit être estimé à deux reprises, et les résultats sont généralement approximatifs et présentent une forte variance. Tout écart significatif doit être interprété avec prudence (Carlisle, 1980).

À plus petite échelle, la fixation de l'azote peut être mesurée soit directement, soit indirectement. Les méthodes directes comprennent la mesure de l'azote gazeux absorbé (N_2) à l'aide de manomètres, et la mesure de l'ammoniac produit par la réduction de l'azote par l'hydrogène, mais ces deux méthodes sont lentes. Le dosage de l'isotope stable ^{15}N est une méthode sûre utilisée pour détecter la fixation de l'azote et demeure toujours le test déterminant de la réduction en ammoniac, mais il est coûteux et assez lent (Bergerson, 1980).

Beaucoup de données sur le taux de fixation de l'azote ont été recueillies par la méthode indirecte de la réduction acétylénique. La nitrogénase peut réduire l'azote moléculaire (N_2), l'oxyde azoteux (N_2O), le cyanure (CN^-) et l'acétylène (C_2H_2); une technique a été mise au point pour évaluer l'activité nitrogénase en calculant les taux de réduction acétylénique par l'enzyme à l'aide d'un chromatographe à phase gazeuse. Cette méthode est assez simple, rapide et, exception faite du coût du chromatographe, plus économique que les méthodes directes (Turner et Gibson, 1980). Elle comporte toutefois un inconvénient: les taux de réduction obtenus in vitro ne correspondent pas nécessairement aux taux de réduction de l'azote par la nitrogénase dans un nodule de plante, par exemple. Il faut donc interpréter ces résultats avec prudence et les étayer au besoin par des essais à l'isotope ^{15}N. Les méthodes de mesure de la fixation biologique de l'azote ont été décrites par Bergerson (1980).

6,0 QUANTITÉS D'AZOTE FIXÉ

La quantité d'azote fixé par les organismes libres des sols forestiers à travers le monde s'élève à environ 10 kg ha^{-1} an^{-1}, mais ceci comprend les tropiques où les algues bleues sont parfois très actives. Dans les forêts tempérées (autres que les aulnaies, caractérisées par des conditions pédologiques et des populations bactériennes particulières), la quantité d'azote ainsi fixé est généralement comprise entre 2 et 5 kg ha^{-1} an^{-1} (tableau 6). Cet énoncé est exact dans un sens très large, mais on connaît assez peu de choses sur la fixation de l'azote par les organismes vivant dans la rhizosphère; on sait toutefois que mis à part l'effet rhizosphère, les taux de fixation non symbiotique de l'azote peuvent être beaucoup plus élevés dans les sols anaérobies.

La fixation non symbiotique de l'azote a été étudiée en aérobiose et en anaérobiose dans différents horizons de mulls, de mors et de sols organiques au Québec (Knowles, 1965; Chang et Knowles, 1965). Elle varie de négligeable à 9,3 kg N ha^{-1} an^{-1} dans les mulls et les mors, mais s'élève jusqu'à 55,2 kg ha^{-1} an^{-1} dans l'horizon A_1 du mull (tableau 13). Ces chiffres ont été extrapolés à partir de données recueillies durant une expérience de courte durée (29 jours); les données ont été ajustées en fonction des températures mensuelles moyennes prévues et d'un Q_{10} égal à 2. Des expériences plus longues doivent être faites afin de confirmer ces résultats; mais nous savons d'ores et déjà qu'il faut faire preuve de prudence avant d'affirmer que les taux d'azote fixé par des organismes non symbiotiques dans les sols forestiers sont très faibles. La dénitrification par les bactéries anaérobies peut se produire dans des niches anaérobies logées dans les agrégats de sols apparemment <<aérobies>>, et il se peut qu'il y ait fixation non symbiotique de l'azote dans des microsites anaérobies semblables et dans les rhizosphères des plantes. En estimant globalement la fixation non symbiotique de l'azote à 5 kg ha^{-1} an^{-1}, on peut ainsi se trouver à sous-estimer la quantité d'azote fixé dans les sols forestiers assez fertiles comme les mulls.

Tableau 13. Fixation non symbiotique de l'azote dans les mulls, les mors et les sols organiques au Québec (d'après Knowles, 1965; Chang et Knowles, 1965)

		Fixation de l'azote[1] (kg ha^{-1} an^{-1})	
Type de sol	Horizon	Aérobie[2]	Anaérobie[2]
Mull	L + F	-	0,1
Mull	A_1	-	44,0
Mull	A_1	5,0	55,2
Mor	L	-	0,8
Mor	F(-H)	-	0,9
Sol organique (a)	-	7,0	19,8
Sol organique (b)	-[3]	9,3	39,0

[1] Calculée par gramme de sol pendant 29 jours.
[2] Modifiée en fonction des variations de température compte tenu d'un Q_{10} de 2,0.
[3] Addition de 1 % de glucose.

Les données résumées au tableau 6 indiquent que les légumineuses et les non-légumineuses peuvent fixer des quantités d'azote équivalentes à celles produites par un fort épandage d'engrais (par ex. 2 à 300 kg ha^{-1} an^{-1}), et que la fixation de l'azote dans certaines forêts est très faible (0,4 kg ha^{-1} an^{-1}). Dans les tropiques, les 35 kg N ha^{-1} an^{-1} fixés dans le sol des rizières correspondent à la quantité d'azote fixé par photosynthèse des algues bleues.

Les données du tableau 6 ont été recueillies de diverses façons, soit en estimant la quantité d'azote accumulé pendant des périodes données, soit en réalisant des essais de réduction acétylénique, soit en évaluant en serre la quantité d'azote accumulé par gramme de nodule multipliée par la masse des nodules par unité de surface (Binkley, 1981). Les deux premières méthodes présentent les inconvénients décrits à la section 5,3 et il faut interpréter avec prudence les estimations obtenues avec la troisième. En effet, la masse nodulaire varie beaucoup d'un hectare à l'autre, par exemple, de 30 à 250 kg ha^{-1} dans des peuplements d'aulnes rouges âgés de 2 à 30 ans et jusqu'à 450 kg ha^{-1} dans des peuplements d'Alnus glutinosa de 20 ans (Binkley, 1981). Outre les variations spatiales, les relations entre le poids des nodules et la quantité d'azote fixé sur le terrain demeurent obscures, notamment chez les espèces actinorhiziennes où les nodules pérennes peuvent varier en âge et en efficacité. Par conséquent, de nombreuses estimations de la fixation de l'azote sur le terrain doivent être considérées comme étant approximatives.

7,0 ÉCOLOGIE DE LA FIXATION DE L'AZOTE

Les symbioses et les organismes libres fixateurs d'azote luttent avec d'autres organismes des forêts pour la nourriture, l'eau, la lumière, etc. et participent aux cycles de l'eau, de l'énergie et des substances nutritives. Le sol est un système vivant et dynamique où abondent les organismes de toutes tailles (de la bactérie au gros lombric) qui interviennent dans les processus pédologiques. Le microbiote est constitué de protistes inférieurs comme les bactéries et les algues bleues, de protozoaires et de champignons. Le mésobiote et le macrobiote comprennent une grande variété d'animaux tels que les plathelminthes, les nématodes, les escargots, les limaces, les lombrics, les cloportes, les mille-pattes, les chilopodes, les collemboles, les acariens, les arachnides, ainsi que des insectes comme les fourmis, les mouches, les coléoptères, etc. (tableaux 14 et 15). Tous ces organismes réagissent directement ou indirectement avec les bactéries fixatrices d'azote (y compris les algues bleues) et entre eux (Richards, 1973; Postgate, 1978; Fortin et Carlisle, 1983).

Un grand nombre d'organismes des écosystèmes forestiers vivent au-dessus du sol (arbres, végétaux inférieurs, litière, faune) et interviennent dans le cycle de l'azote. Des associations libres et au hasard se forment entre les micro-organismes de la litière superficielle, de l'écorce des arbres et des branches; les surfaces foliaires constituent des microhabitats pour grand nombre de protistes inférieurs et supérieurs (bactéries, algues vraies, champignons, etc.) dont certains sont fixateurs d'azote (Jones, 1976). Les grumes en décomposition contiennent des bactéries diazotrophes qui fournissent l'azote combiné nécessaire au métabolisme des mycéliums fongiques qui décomposent la lignocellulose (Cornaby et Wade, 1973). Les lichens, qui résultent de la symbiose de champignons avec des algues bleues, poussent sur la surface du sol, sur les roches, les troncs d'arbres et d'autres substrats pauvres en substances nutritives, et certaines de ces symbioses sont fixatrices d'azote. Certaines hépatiques thalloïdes qui croissent sur des microsites humides et ombragés des forêts portent des Nostocs (algues bleues) sur leur face inférieure, et il y a des indices à l'effet que ces organismes fournissent à la plante-hôte l'azote combiné dont elle a besoin.

Dans les tropiques, des symbioses fixatrices d'azote s'établissent entre des algues bleues et des fougères aquatiques (par ex. Azolla + Anabena), des cycadacées (par ex. Macrozamia + Nostoc), et des angiospermes (Gunnera + Nostoc). La symbiose Azolla + Anabena est utilisée comme engrais vert dans la culture du riz. Azolla pousse dans les lacs des régions tempérées, mais aucune des autres symbioses susmentionnées ne se produit dans les forêts canadiennes (Postgate, 1978).

Par ailleurs, des symbioses mutualistes s'établissent entre des plantes supérieures et des micro-organismes, capables tous deux de se développer seuls. La plupart d'entre elles se produisent sur des graminées (Gramineae). Par exemple, dans l'association Paspalum notatum + Azobacter paspali, Azobacter forme une gaine mucilagineuse autour des racines des graminées. L'association Digitaria-Spirllum qui se produit dans les tissus racinaires des graminées en est un autre exemple. La plupart de ces associations mutualistes à graminées sont tropicales, mais certaines mauvaises herbes des régions tempérées soumises à des essais de réduction acétylénique ont donné des résultats positifs (par ex. Stachys sylvatica L. et Aegopodium podagravia L.), ce

Tableau 14. Nombre d'animaux du sol dans les mulls ou les mors forestiers (d'après Bornebusch, 1939)

Espèces	Couvert forestier: Hêtre (Fagus) Humus brut acide (mor) (pH 3,6 à 5,6)	Couvert forestier: Hêtre (Fagus) Mull (pH de 5,8 à 6,1)
	Nombres en millions par hectare	
Lombrics (Oligochètes)	0,8	1,78
Enchytrées (Enchytréidés)	7,81	5,34
Gastéropodes (Escargots, limaces, etc.)	0,52	1,04
Mille-pattes	0,40	1,78
Centipèdes	0,20	0,79
Acariens et collemboles	112,39	44,09
Diptères et larves d'élatéridés	13,09	2,45
Autres (Insectes, isopodes, arachnides)	6,42	4,72

Tableau 15. Nombre de micro-organismes du sol dans deux sols podzoliques canadiens (d'après Timonin, 1935)

Profil	Horizons (cm)	Bactéries	Actino-mycètes	Champi-gnons	Algues	Proto-zoaires
		(x 1000 par gramme)				
1	A_0 (0-10)	16 915	1335	205,0	0,5	0,04
	A_1 (10-12)	73 000	16 000	65,0	5,0	0,02
	A_2 (12-20)	7650	950	7,5	0,1	0
	B (20-50)	9750	1250	14,75	0,1	0
	C (50-100)	463	97	1,85	0	0
2	A_0 (0-9)	28 300	5700	242,5	1,0	0,10
	A_1 (9-12)	4500	3500	20,0	0,1	0,02
	A_2 (12-20)	1550	950	1,62	0	0
	B (20-55)	3300	900	10,63	0	0
	C (55-100)	1142	120	1,47	0	0

qui laisse croire à une activité nitrogénase. Toutefois, les relations entre les plantes-hôtes et les micro-organismes se font peut-être au hasard dans ces cas précis (Postgate, 1978). Il existe certains indices d'une fixation appréciable de l'azote dans les lits de mousses comme la sphaigne (Granhall et Lindberg, 1978; Stewart, 1982).

Il existe de plus en plus de preuves que les bactéries fixatrices d'azote se multiplient dans l'intestin de nombreux mammifères et insectes, y compris ceux qui vivent dans les forêts (French, 1980; Fortin et Carlisle, 1983).

Les possibilités pour les micro-organismes fixateurs d'azote, avec ou sans leurs plantes-hôtes, dans les écosystèmes forestiers qui fournissent divers microhabitats sont donc nombreuses. Très peu d'études ont été faites sur la quantité d'azote fixé par les bactéries diazotrophes sur la végétation au sol, exception faite des symbioses de Frankia et de Rhizobium. La contribution de chacune des associations lâches et des symbioses secondaires en azote combiné est faible, mais la somme est peut-être importante sur l'intervalle d'une rotation forestière classique (plus de 60 ans).

7,1 Micro-organismes du biote du sol

Les principaux micro-organismes qui interviennent dans les processus des sols forestiers sont les bactéries (y compris les actinomycètes et les phototrophes) et les champignons. Les bactéries procaryotes, dépourvues de vrai noyau, ont commencé leur évolution sur la Terre il y a environ 3×10^9 ans dans une atmosphère exempte d'oxygène. De nombreuses bactéries restent anaérobies, mais des bactéries aérobies et facultatives sont apparues et elles occupent une multitude de microniches du sol. Les bactéries des sols forestiers comprennent celles qui participent à la décomposition de la matière organique complexe en ions d'ammoniaque (NH_4^+) et de nitrate (NO_3^-) assimilables par la végétation, et celles qui interviennent dans le processus complexe de la fixation de l'azote (Hendrickson et al., 1982). Les champignons, qui sont eucaryotes (pourvus d'un noyau et de mitochondries) sont apparus il y a seulement 450 millions d'années, et la plupart sont aérobies.

Les bactéries et les champignons sont en interaction dans l'écosystème. Certains champignons et bactéries (les algues bleues) vivent en symbiose avec les lichens, et certaines de ces associations sont fixatrices d'azote. Les champignons mycorhiziens et les bactéries gram négatives établissent des relations lâches dans la rhizosphère où se trouvent les bactéries fixatrices d'azote, et certains actinomycètes qui s'y trouvent ont des interactions antagonistes avec les hyphes fongiques. Les amibes, les ciliés et les flagellés broutent les champignons et les bactéries, recyclant ainsi leur matière (Hendrikson et al., 1982).

7,1,1 Bactéries du sol

Les types de bactéries, y compris les bactéries nutrifiantes, varient selon les sols forestiers. Flavobacterium, Chromobacterium, Corynebacterium, Arthrobacter et Nocaridia sont communes dans le mull sous les arbres latifoliés, les espèces de Bacillus sont plus communes dans les sols assez acides sous les conifères, et Arthrobacter domine dans les sols agricoles. On a longtemps cru que les actinomycètes (y compris les espèces fixatrices d'azote) ne toléraient pas les sols acides, mais un groupe comprend des types vivant

dans des tourbes assez acides (pH 4,0) et dans les sols forestiers organiques (Jensen, 1928). On a relevé jusqu'à six millions d'actinomycètes par gramme de sol dans la matière organique des podzols, sous des peuplements de pins (Pinus) (Corke et Chase, 1964). Environ 56 % des bactéries du sol vivant sous des peuplements mixtes d'aulnes et de conifères sur la côte nord-ouest du Pacifique sont constitués d'actinomycètes, qui sont trouvés même sous les conifères, à raison de 45 % de la population bactérienne (Lu et al., 1968). On connaît mal l'écologie et le métabolisme de ces actinomycètes libres, mais on sait que leurs besoins en cobalt, en molybdène et en citrate sont élevés, ce qui laisse croire à leur potentiel fixateur d'azote (Hendrickson et al., 1982). Les actinomycètes inhibent les colonies d'Azotobacter dont de nombreuses souches fixent l'azote et brisent des composés organiques résistants comme les acides humiques, la chitine et la lignocellulose (Lacey, 1973; Crawford, 1978; Hendrickson, 1982).

7,1,2 Champignons et mycorhizes du sol

On sait que les champignons abondent dans le sol, mais comme les nombreux basidiomycètes ne se cultivent ni ne fructifient facilement in vitro, on peut difficilement évaluer leur biomasse et leur diversité. Les phycomycètes et Fungi imperfecti produisent beaucoup de spores et se cultivent sans problèmes. Leur mycélium est éphémère contrairement à l'hyphe (y compris le mycorhize) des basidiomycètes qui peut persister pendant de longues périodes (Hendrickson, 1982).

Un grand nombre de champignons vivent en association mycorhizienne avec des plantes supérieures. Des endomycorhizes se développent dans certains arbres latifoliés comme Acer (Tourn.) L., Alnus (Tourn.) L., Fraxinus Tourn. ex L., Liquidambar L., Liriodendron L., Platanus (Tourn.) L., Prunus (Tourn.) L., et Robinia L., mais leur identité reste parfois inconnue. Des champignons de la famille des Endogonacées (Gigaspora, Glomus et Acaulospora spp.) forment des endomycorhizes vésiculo-arbusculaires sur les graminées, les arbres et les arbrisseaux.

Des ectomycorhizes se développent sur les plantes ligneuses appartenant aux familles des Bétulacées, des Salicacées, des Tiliacées, des Ulmacées, des Rosacées et des Légumineuses, et sur tous les conifères de la famille des Pinacées. Les champignons responsables de ces associations ectomycorhiziennes comprennent les ascomycètes, les gastéromycètes et les basidomycètes. Bon nombre des carpophores colorés des forêts comme ceux des Amanita, Russula et Boletus spp. font partie des réseaux d'hyphes reliés aux symbioses ectomycorhiziennes des arbres avoisinants. L'identification des mycorhizes associées aux symbioses actinorhiziennes fixatrices d'azote fait l'objet de recherches subventionnées dans le cadre du programme ENFOR et effectuées à l'Université Laval (Québec) et sera analysée plus loin dans le rapport.

Les endomycorhizes et les ectomycorhizes apparissent sur les racines des non-légumineuses actinorhiziennes comme les aulnes. Ces derniers portent également sur leurs racines des nodules symbiotiques de Frankia qui font intervenir quatre participants, soit le symbiote ectomycorhizien, le symbiote endomycorhizien, le symbiote actinorhizien et la plante-hôte. Cette quadruple symbiose est compliquée par les relations entre les bactéries et les champignons de la rhizosphère riche en matières nutritives et densément peuplée où des bactéries en association mutualiste sont également fixatrices d'azote.

La complexité de ces interactions n'est pas encore bien connue, mais il est clair que les mycorhizes, en particulier les ectomycorhizes caractérisées par leur réseau hyphal très ramifié, jouent un rôle important dans le mécanisme de fixation symbiotique de l'azote dans les sols pauvres. Un grand nombre de sols forestiers manquent de phosphore disponible, soit à cause d'une carence en minéraux phosphatés, soit parce que le phosphate n'est pas assimilable sous sa forme par les racines des arbres. Les hyphes omniprésentes des mycorhizes se ramifient dans les microniches du sol et parviennent à mieux utiliser le phosphore périphérique lié que les racines, donc à fournir ainsi à l'aulne le phosphore nécessaire à la fixation de l'azote via l'adénosine triphosphate (ATP). Il semble que les mycorhizes constituent une réserve d'hydrates de carbone en cas de nécessité et améliorent le bilan hydrique de la plante et la résistance à certaines maladies. Les mycorhizes sont étroitement associées aux mécanismes des actinomycètes diazotrophes, à la plante-hôte et à la fixation de l'azote (voir Fortin et Carlisle, 1983).

Les mycorhizes des aulnes sont reliées à un réseau d'hyphes dans le sol, et il se peut qu'elles constituent des voies de transfert de l'azote fixé par Frankia. Le rôle des mycorhizes dans le transport de l'azote fait l'objet de recherches réalisées dans le cadre du programme ENFOR à l'Université Laval et dont il sera fait mention plus loin dans le rapport.

7,1,3 Minéralisation, nitrification et dénitrification

La minéralisation, la nitrification et la dénitrification de la matière organique du sol sont essentielles au renouvellement forestier. La décomposition microbienne de la matière organique du sol libère comme sous-produit de l'ammoniac (NH_3) qui peut s'échapper du système sous forme gazeuse ou y rester sous forme d'ammonium (NH_4^+). La nitrification subséquente par des bactéries nitrifiantes produit du nitrate (NO_3^-). D'abord, Nitrosomonas oxyde l'ammonium (NH_4^+) en nitrite (NO_2^-) puis Nitrobacter oxyde le nitrite en nitrate (NO_3^-) d'après les équations suivantes:

1) $2NH_4 + 3O_2 \xrightarrow{\text{Nitrosomonas}} 2NO_2 + 2H_2O$

2) $2NO_2 + O_2 \xrightarrow{\text{Nitrobacter}} 2NO_3^-$

Les bactéries nitrifiantes se multiplient lentement et produisent peu d'énergie. Le pH optimal de l'activité bactérienne oscille entre 7,5 et 8,0, et la production de nitrate est généralement négligeable à un pH égal ou inférieur à 5,0. Ces conditions varient selon le type de sol, et certaines souches bactériennes procèdent à la nitrification à un pH aussi bas que 4,0. Dans les aulnaies à sol acidique, la nitrification par ces souches bactériennes acidiphiles peut être importante (Bollen et Lu, 1968).

Règle générale, on juge que la nitrification n'est pas très active dans le sol des forêts de conifères, mais d'autres données sont requises. Il se peut que le mécanisme ait été sous-estimé.

La nitrification produit des anions mobiles nitrate (NO_3^-) qui peuvent être lessivés ou absorbés par les végétaux et sortir ainsi de l'écosystème. Ces ions négatifs migrent des étages supérieurs aérobies du sol vers les étages inférieurs où abondent les microsites anaérobies. Dans ces conditions anaérobies, le nitrate peut être réduit par bon nombre d'espèces bactériennes

dénitrifiantes (Knowles, 1982), notamment Pseudomonas, Achromobacter et, à un degré moindre, Denitrobacillus. La dénitrification produit de l'azote moléculaire (N_2) et de l'eau (équations 3 et 4); en cas de fortes concentrations de nitrate, les bactéries dénitrifiantes peuvent produire du protoxyde d'azote (N_2O) (Richards, 1976).

3) $NO_3^- + H_2 \longrightarrow NO_2^- + H_2O$

4) $2NO_2^- + 4H_2 \longrightarrow N_2 + 4H_2O$

La nitrification et la dénitrification entraînent une perte potentielle d'azote sous forme de nitrate lessivé (NO_3^-) et de gaz (N_2 et N_2O). L'azote moléculaire libéré peut évidemment être réintroduit dans le système par des bactéries libres ou des symbioses à systèmes nitrogénases actifs (Hynes et Knowles, 1980).

Il est bien connu qu'après la récolte des arbres, il y a surproduction de nitrate (NO_3^-) due à l'interruption de l'absorption d'éléments nutritifs par les arbres, de la minéralisation de la matière organique et de la nitrification (Broman et al., 1968). Le nombre de Nitrosomonas et de Nitrobacter peut être 18 et 34 fois plus élevé, respectivement, dans les secteurs déboisés (Smith et al., 1968). On sait que les mycorhizes interagissent avec les micro-organismes du sol et inhibent la décomposition de la litière, contrôlant ainsi le lessivage et les pertes d'azote gazeux associés à la nitrification et à la dénitrification (Gadgil et Gadgil, 1974; Romell, 1935, 1938). L'élimination des mycorhizes inhibitrices jouerait un rôle dans la mobilisation de l'azote après une coupe rase (qui détruirait les symbioses mycorhiziennes).

7,1,4 Rhizosphère

La rhizosphère héberge un grand nombre d'organismes édaphiques, y compris les bactéries. Les bactéries rhizosphériques (actynomycètes inclus) sont nitrifiantes, dénitrifiantes, fixatrices d'azote et composées d'autres micro-organismes essentiels aux diverses transformations de l'azote. Ces organismes vivent tous au voisinage des mycorhizes, des nodules de Rhizobium et des actinorhizes. Les bactéries libres fixatrices d'azote qui vivent à proximité des racines se nourrissent d'exsudats racinaires, et les mycorhizes constitueraient un milieu favorable pour certains organismes terricoles fixateurs d'azote comme Klebsiella et Bacillus (Postgate, 1978). Selon Wollum et Davey (1975), trop peu d'intérêt a été accordé à la fixation de l'azote dans la rhizosphère de l'écosystème forestier, et Bacillus polymyxa, la principale bactérie libre fixatrice d'azote dans de nombreux sols forestiers acides, est très active dans la rhizosphère. Il est possible que la contribution des bactéries rhizosphériques à l'apport d'azote combiné dans les sols forestiers ait été sous-estimée, et que la fixation rhizosphérique soit responsable de gains inexpliqués allant jusqu'à 50 kg ha^{-1} an^{-1} chez certains peuplements herbacés et de conifères (Postgate, 1978). Selon Richards (1973), il paraît improbable que l'absorption directe de l'ammoniac atmosphérique soit responsable de ce gain.

7,1,5 Compétition dans le biote du sol

Les micro-organismes et les racines des végétaux supérieurs se disputent les matières nutritives du sol. Le meilleur exemple connu est l'addition dans le

sol de matière organique à faible teneur en azote lorsque l'absorption et l'immobilisation bactériennes et fongiques de l'azote peuvent entraîner une carence en azote chez les végétaux supérieurs. Les micro-organismes et les végétaux supérieurs produisent de nombreux composés qui inhibent d'autres organismes (Hendrickson, 1982). Certains inhibiteurs sont des composés simples comme l'ammoniac (NH_3) provenant de la minéralisation de la matière organique (Richards, 1976). D'autres sont des composés organiques complexes tels que des antibiotiques, des résines, des tannins et des phénols; les antibiotiques peuvent être efficaces à faibles doses. Les actinomycètes (y compris les genres fixateurs d'azote) sont particulièrement actifs dans la production d'antibiotiques et ont été utilisés dans l'industrie pharmaceutique. Bacillus spp. et Pseudomonas interviennent aussi dans l'antibiose.

Les champignons produisent des antibiotiques puissants, en particulier Fungi imperfecti (par ex. Penicillin, Trichoderma, Aspergillus et Fusarium), et ces composés influent fortement sur le nombre, les activités et la succession des micro-organismes terricoles, y compris les mycorhizes et les fixateurs d'azote. L'inhibition du champignon Mortierella pusilla, un champignon ectomycorhizien de Tilia en est un exemple (Richards, 1976; Park, 1970). L'antibiose est habituellement de courte durée car les antibiotiques peuvent être dégradés par d'autres composantes du biote terricole ou désactivés par absorption sur des colloïdes du sol (Richards, 1976).

Les lessivats des branches et des feuilles des plantes supérieures comme les arbres, la litière de ces derniers et les exsudats des racines influent également sur les organismes du sol. L'aulne produit de nombreux composés organiques ayant un effet considérable sur le biote du sol, y compris les phénols, les acides gras et les acides aminés (Tarrant et Trappe, 1971). Les phénols en particulier inhibent directement les micro-organismes et stabilisent les substrats protéiniques des feuilles (Handley, 1961).

La fixation de l'azote par symbiose actinorhizienne dans les peuplements d'aulnes rouges produit principalement des nitrates, ce qui présente un avantage pour les bactéries du sol dotées d'un complexe réductase de nitrates et un inconvénient pour les bactéries qui en sont dépourvues. Les sécrétions racinaires des aulnes donnent lieu à la constitution de populations rhizosphériques caractéristiques, adaptées aux fortes teneurs en phénols et en azote. Les sols des aulnaies offrent un potentiel pour la lutte biologique contre certaines maladies comme celle causée par le pathogène des racines des conifères Poria weirii; il est connu que les exsudats phénoliques de l'aulne inhibent Poria (Tarrant et Trappe, 1971). La litière des feuilles de l'aulne influe grandement sur la matière organique du sol, le pH et la nitrification. Bollen et Lu (1968) ont montré que dans l'ouest des États-Unis, les teneurs en azote sont plus fortes et que les transformations de l'azote sont plus rapides dans les sols des aulnaies que dans les sols de forêts de conifères; la nitrification est particulièrement rapide dans l'horizon F de ces sols malgré le pH abaissé. L'ammonisation est aussi rapide dans l'horizon A des sols recouverts d'aulnes rouges. Lu et al. (1968) ont constaté que dans les peuplements d'aulnes rouges, les sols contenaient une forte proportion de Streptomycètes, soit 10 % de la population bactérienne totale en mars, 52 % en juillet et 35 % en septembre. Ces bactéries produisent des antibiotiques et pourraient avoir des effets majeurs sur d'autres organismes.

À certains endroits dans l'ouest des États-Unis, l'aulne rouge a tendance à abaisser d'une unité environ le pH du sol, à accroître la teneur absolue en azote, à réduire la teneur en ions Mg^{++} et Ca^{++}, et à augmenter la capacité d'échange cationique. Dans les peuplements de Douglas taxifolié (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco) de l'ouest de l'Oregon, les 30,5 cm (12 po) supérieurs du sol sous des aulnes rouges de 40 ans contenaient moins que la moitié de la teneur (kg ha^{-1}) en calcium et en magnésium échangeables de sols voisins recouverts de Douglas taxifolié et d'autres conifères (Franklin et al., 1968). La présence d'aulnes influe sur l'activité des micro-organismes et la croissance des arbres, comme il sera analysé plus loin (Franklin et al., 1968; Bollen et Lu, 1968; Miller, 1982).

La nodulation et la fixation de l'azote chez les légumineuses et les non-légumineuses dépendent en partie du type de litière et des lessivats produits par la végétation de l'étage dominant. La nodulation du robinier faux-acacia (Robinia pseudo-acacia L.) et du trèfle des prés (Trifolium pratense L.) a été réduite par divers types de litière, et la litière de la verge d'or (Solidago altissima L.) a réduit entre 36 et 62 % la nodulation chez le trèfle des prés (Larsen et Schwarz, 1980). Rice (1968) constate que les lessivats de plusieurs essences pionnières inhibent la nodulation des légumineuses, ce qui déterminerait en partie la succession végétale climacique. Il signale également qu'Andropogon virginicus L. contient des composés allélopatiques qui inhibent Rhizobium et Azotobacter. Les effets des peupliers (Populus) sur la nodulation chez l'aulne ont été étudiés dans le cadre du programme ENFOR mis en oeuvre à l'Université Laval et feront l'objet d'une analyse dans la deuxième partie du rapport.

7,2 Pédofaune

Les animaux du sol jouent un rôle important dans la décomposition de la litière forestière. Ils se nourrissent de la matière organique du sol, broutent les organismes associés, assurent le mélange du sol et de la litière, inoculent la litière et les racines, enrichissent le sol de déjections, améliorent l'aération, et une fois morts, sont utilisés comme substrats organiques par d'autres organismes (Hendrickson et al., 1982).

Dans les sols acides caractérisés par un humus de type mor, les Collemboles primitifs qui sont des organismes très tolérants au froid se nourrissent de préférence sur des champignons et modifient ainsi les populations (Parkinson et al., 1979). Les Acariens, comme Cryptostigmata, se nourrissent de bactéries et de champignons, et certaines espèces sont prédatrices d'autres formes de la microfaune du sol. Dans les sols moins acides de type mull, de gros lombrics (Oligochètes) incorporent au sol la litière fraîche des feuilles, et même dans les sols assez acides, de petits vers de terre de la famille des Enchytréides peuvent être actifs (Hendrickson et al., 1982). Dans les pellicules d'eau du sol, les nématodes et les rotifères consomment des micro-organismes du sol et bon nombre de ces nématodes parasitent les racines ou sont des prédateurs de la pédofaune. Les excréments de la pédofaune consommatrice de litière élèvent le pH du sol, la teneur en éléments minéraux et l'humidité en plus de constituer un substrat pour les bactéries terricoles (y compris les bactéries libres fixatrices d'azote) et les champignons; la fixation d'azote par les bactéries libres est plus grande dans les excréments des mille-pattes (Webb, 1977). À mesure que la litière passe dans les intestins des arthropodes, le nombre de bactéries augmente davantage que celui des

champignons, mais avec la décomposition des excréments, le nombre de ces derniers s'accroît encore (Phycomycètes, Ascomycètes et Fungi imperfecti) (Nicholson et al., 1966). La présence accélère la décomposition initiale de la litière et favorise l'humidification (Hendrickson, 1982).

Ces animaux du sol sont donc en interaction avec les bactéries du sol (y compris les bactéries fixatrices d'azote) et sont en partie responsables de l'infection des plantes-hôtes par Rhizobium et les Actinomycètes. On observe autour de la coiffe d'une racine qui fouille le sol humide, exsude des hydrates de carbone et perd de la litière, une forte concentration de nématodes et d'autres petits animaux, de bactéries et de champignons qui tous se nourrissent des exsudats racinaires et des tissus superficiels de la racine, et qui s'entre-dévorent. La fixation de l'azote par des organismes libres et l'infection des poils absorbants par d'éventuels symbiotes mycorhiziens et fixateurs d'azote, ainsi que par des pathogènes, ont lieu dans des conditions de vive concurrence pour des substances nutritives et des ressources énergétiques qui se trouvent dans le sol en quantité limitée.

7,3 Surfaces foliaires

Des organismes fixateurs d'azote ont été observés sur les feuilles de nombreuses essences forestières des régions tempérées telles que Pseudotsuga Carr., Tsuga Carr., Larix Miller, Chamaecyparis Spach, Pinus L., Picea Dietrich, Alnus (Tourn.) L., Fagus (Tourn.) L., Quercus (Tourn.) L. et Acer (Tourn.) L. (Jones, 1976). Ces associations phyllosphériques se développent sur les substrats créés par des sucres et des acides aminés sécrétés par les feuilles. L'azote est présent en petites quantités seulement de sorte que lorsque des bactéries fixatrices d'azote apparaissent, elles sont bientôt suivies d'un grand nombre de nouveaux micro-organismes. Les colonies bactériennes, fongiques et algaires présentes sur les feuilles atteignent leur apogée lorsque les feuilles sont à maturité et réalisent activement la photosynthèse et l'évapotranspiration (Jones, 1976). Certains des métabolites produits par les colonies phyllosphériques (y compris parfois l'acide indolyl-acétique et les gibbérellines) peuvent être assimilés par les plantes (Ruinen, 1961; Fortin et al., 1979).

7,4 Décomposition de la litière ligneuse

Les bactéries libres fixent l'azote dans la matière ligneuse en décomposition, mais leur contribution au cycle de l'azote et à la cellulolyse n'est pas encore élucidée. Cornaby et Wade (1973) ont constaté que les micro-organismes fixent environ 0,9 kg N ha^{-1} an^{-1} dans des grumes de chêne en décomposition (Castanea Tourn. ex. L.); et Bacillus polymyxa, B. macerans, B. circulans et Klebsiella pneumoniae ont tous été observés sur du bois en décomposition (Sharp, 1975; Fortin et al., 1979). Tout apport d'azote fixé accroît l'activité des champignons dans le bois pourri, ce qui accélère la décomposition des fibres ligneuses (Postgate, 1978).

7,5 Lichens et mousses

Les lichens abondent dans de nombreuses forêts, poussant à la surface du sol, sur les roches, les troncs d'arbres et les branches. Beaucoup d'espèces comme Peltigera, Stereocaulon, Colleme et Nephroma comprennent des espèces phototrophes fixatrices d'azote comme Nostoc sp. et Stigenema sp. (Henricksson,

1971). On connaît mal le processus de fixation de l'azote par les mousses des forêts, mais Granhall et Lindberg (1978) ont constaté que la quantité d'azote fixé par les communautés de sphaignes dans les forêts de conifères atteignait 37 kg ha^{-1} an^{-1}.

7,6 Animaux supérieurs et insectes

L'azote est aussi fixé par la faune forestière. Les organismes libres fixateurs d'azote comprennent des bactéries coliformes telles que Klebsiella, facultative; environ 50 % des espèces et des souches connues de Klebsiella ont la capacité de fixer l'azote. Ces bactéries ressemblent aux coliformes Escherichia coli présentes dans les intestins des animaux, et une espèce (E. intermedia) serait fixatrice d'azote. Les genres Citrobacter et Enterobacter, tous deux coliformes, vivent dans les intestins des animaux et dans le sol. Elles comprennent des souches fixatrices d'azote. La bactérie Citrobacter a été observée dans les intestins des insectes (Postgate, 1978), et French (1976, 1980) a constaté qu'il y avait fixation de l'azote dans les intestins postérieurs des termites.

On sait que des bactéries fixatrices d'azote sont présentes dans la panse de nombreux herbivores (par ex. les ongulés) (Stewart, 1982), mais leur contribution de même que celle des bactéries vivant dans les intestins des insectes, au cycle de l'azote dans les forêts demeure inconnue.

8,0 EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA FIXATION DE L'AZOTE

L'environnement exerce une influence considérable sur les organismes fixateurs d'azote à l'état libre ou en association symbiotique, et sur les plantes-hôtes supérieures. Certains facteurs écologiques comme l'eau, le pH, la teneur en calcium et en azote du sol, et la lumière peuvent être modifiés par le forestier. Étant donné que la réaction de ces organismes et des plantes dépend de leur structure génétique, le forestier peut donc pratiquer une certaine sélection génétique.

8,1 pH du sol

Le pH du sol peut influer directement ou non sur de nombreux micro-organismes du sol, fixateurs d'azote ou non. L'ammoniac libéré par l'ammonisation de l'humus brut peut être immobilisé sous des formes non hydrolysables par l'élévation du pH (Nommik, 1970). Comme il a déjà été mentionné, toute baisse du pH peut réduire la nitrification et toute modification du pH du sol peut influer sur les autres populations, successions et processus bactériens.

La plupart de la recherche effectuée sur l'importance du pH dans la fixation de l'azote concernait les symbioses des Rhizobium et des légumineuses (Holding et Lowe, 1971; Lie, 1974). Le calcium, le molybdène et le magnésium sont des éléments indispensables à la fixation de l'azote chez les légumineuses et leur disponibilité diminue avec toute baisse du pH du sol. Les associations de Rhizobium sont rares dans les sols très acides caractérisés par un pH inférieur à 5,1 (Holding et Lowe, 1971; Lie, 1974), mais une souche de Rhizobium forme des nodules en sol acide (Lie, 1971). L'influence du pH sur la disponibilité des substances nutritives nécessaires à la fixation de l'azote et à la croissance de la plante-hôte s'exerce aussi bien sur la fixation libre que symbiotique, et doit être comprise par le forestier qui envisage d'utiliser les légumineuses comme engrais verts pour améliorer les sols forestiers.

Il n'existe aucune donnée sur la réaction de Frankia au pH du sol, mais des symbioses actinorhiziennes (Myrica, Comptonia, etc.) s'établissent dans les sols forestiers assez acides.

8,2 Eau du sol

Les systèmes fixateurs d'azote dans les nodules des légumineuses et des non-légumineuses, ainsi que dans les algues bleues et les lichens, sont sensibles à la tension d'eau (Sprent, 1971). Un stress modéré dans les nodules ralentit l'activité nitrogénase (mesurée par réduction acétylénique), la réduction de l'azote et la respiration, mais les effets sont réversibles. Un stress élevé inhibe la fixation de l'azote, ralentit la respiration et modifie la structure des nodules, surtout lorsque ceux-ci se trouvent près de la surface du sol, comme c'est le cas chez de nombreuses légumineuses herbacées. Il semble que l'engorgement peut réduire la fixation de l'azote chez les légumineuses et les non-légumineuses (Sprent, 1971).

Au Canada, de nombreuses espèces d'aulnes (par ex. A. rugosa) tolèrent les sols humides bien aérés, tandis que d'autres peuvent pousser en milieu plus aride (par ex. A. crispa), de sorte que le choix est vaste pour le

forestier. Les légumineuses ne sont guère adaptées aux sols acides et humides au Canada.

8,3 Cations

Les légumineuses des régions tempérées ont des besoins en calcium assez élevés, surtout immédiatement après l'infection par Rhizobium et au stade initial de la nodulation, et ces besoins sont encore plus grands au moment de la formation de nodules à Rhizobium dans les sols acides plutôt qu'à pH élevé (Lie, 1974). Comme de nombreux sols forestiers au Canada ont de faibles teneurs en calcium, l'utilisation des légumineuses est compromise à moins qu'il y ait épandage d'engrais. Par chance, les coûts de production, d'entreposage et d'épandage des engrais à base de calcium sont peu élevés. On ne possède aucune information sur les effets du calcium sur Frankia.

La croissance des Rhizobium (par ex. R. meliloti) est inhibée par une faible teneur en cuivre (Cu) lorsque la teneur en cobalt (Co) est faible, notamment lorsque le pH passe de 7,0 à 6,6. Une faible concentration de zinc (Zn) limite aussi la croissance de Rhizobium. L'efficacité de certaines souches de Rhizobium est réduite en présence de fortes teneurs en manganèse (Mn), mais dans l'ensemble la tolérance de Rhizobium à de fortes concentrations de Mn semble bonne (Holding et Lowe, 1971). Il semble que la sensibilité de Rhizobium au Cu et au Mn varie selon les souches (Sherwood, 1966), mais rien n'a été trouvé sur l'effet des métaux lourds sur les symbioses actinorhiziennes.

Avant d'utiliser les symbioses fixatrices d'azote à des fins d'amélioration des peuplements, le forestier devra tenir compte des concentrations de cations (Ca, Mg, Mn, Mo, etc.) et d'anions (par ex. P) dans le sol qui affectent l'activité nitrogénase. En cas de carence, il devra modifier le sol par des méthodes biologiques ou chimiques.

8,4 Azote du sol

La fixation de l'azote est apparue comme un mécanisme de production d'azote combiné lorsque la teneur en cet élément nutritif constituait un facteur limitant, ce qui conférait un avantage certain aux organismes pourvus d'un tel mécanisme. Il n'est donc pas étonnant que l'activité du système fixateur d'azote soit souvent réduite ou totalement inhibée en présence de fortes teneurs en azote disponible dans le sol. L'épandage massif d'engrais azotés (comme l'urée) ralentit la fixation de l'azote chez les légumineuses et les non-légumineuses.

La formation de symbioses Rhizobium-légumineuses est favorisée par une période de carence en azote. La nodulation racinaire est inhibée par l'addition d'azote combiné mais cet effet peut être atténué quelque peu par l'application de sucre sur les feuilles ou par une photosynthèse accrue. Cette inhibition dépend des propriétés de la plante-hôte, et l'on examine actuellement l'hypothèse selon laquelle le rapport C/N dans l'hôte gouvernerait la nodulation et la fixation de l'azote. La fixation de l'azote semble inhibée dans les plantes à faible rapport C/N. Les nitrates (NO_3^-) inhibent la production de poils absorbants, sites de l'infection par Rhizobium, et la formation de cordons d'infection à Rhizobium. Ainsi, l'infection des plantes-hôtes par

Rhizobium est en partie régie par les teneurs en azote (Lie, 1974). Aucune donnée semblable n'a été recueillie pour Frankia.

8,5 Anhydride carbonique et éthylène

Les nodules racinaires se développent au contact de l'atmosphère du sol qui contient plusieurs gaz issus des activités des micro-organismes et des racines des plantes. Une teneur en anhydride carbonique de 3 % inhibe totalement la nodulation de la légumineuse (Phaseolus tout comme d'autres émissions gazeuses de racines isolées, en raison sans doute de la présence d'éthylène qui inhibe la croissance des racines (Grobbelaar et al., 1971). Malgré l'inhibition des nodules par CO_2 à la concentration de 3 %, la présence d'un peu de CO_2 au voisinage des racines des légumineuses est essentielle pour une nodulation optimale; de basses pressions partielles de CO_2 sont indispensables à la croissance normale de la bactérie Rhizobium (Mulder et Van Veen, 1960; Lowe et Evans, 1962). Le bilan de CO_2 dans le sol a un effet marqué sur la fixation de l'azote et l'activité d'une foule d'organismes terricoles, et ne peut être modifié que légèrement par les forestiers.

8,6 Dommages aux plantes-hôtes

Tout dommage causé aux plantes-hôtes par des insectes ou des maladies aura des effets sur les symbioses fixatrices d'azote en modifiant l'apport en hydrates de carbone photosynthétisés. La défoliation des légumineuses comme le trèfle entraîne une perte de nodules actifs de couleur rosée (leghémoglobines) et la récupération peut être lente. La réduction acétylénique (nitrogénase) diminue généralement dans les vingt-quatre heures qui suivent la défoliation et reprend au bout de six jours environ. La défoliation des légumineuses herbacées dans les forêts peut être attribuée au broutement, tandis que les légumineuses arborescentes peuvent être attaquées par les insectes, ce qui entraîne une réduction de la nodulation, de la teneur en leghémoglobine et de l'activité nitrogénase.

8,7 Température

La température joue un rôle important dans la croissance des plantes-hôtes, la formation de nodules et à tous les stades de l'activité bactérienne. Bien que les racines et les pousses ne puissent être considérées séparément, la température des racines est plus importante pour la fixation de l'azote que celle des pousses. Chez les légumineuses comme la luzerne, le trèfle des prés, le pois et le soja, les températures optimales des racines pour la nodulation oscillent entre 20 et 30°C, mais certaines souches peuvent tolérer des températures plus hautes ou plus basses (Gibson, 1971). Des études portant sur le trèfle (Trifolium) indiquent que la température des racines influe sur la vitesse de formation des nodules et des leghémoglobines, lesquelles maintiennent de basses teneurs en oxygène aux sites de l'activité nitrogénase (Gibson, 1967).

Bien qu'on connaisse l'inhibition de la fixation de l'azote par Rhizobium à des températures élevées de la racine, le degré d'inhibition varie selon les souches de plantes-hôtes et les souches de Rhizobium. Chez le trèfle, certaines souches de Rhizobium tolèrent de basses températures; entre les latitudes 68 et 70°N et à une température de 10°C, les souches croissent plus vite, nodulent les plantes-hôtes plus rapidement et réduisent plus activement

l'acétylène que les souches méridionales (au sud de 63°N). Les légumineuses peuvent même noduler dans l'environnement arctique du Groenland et de la côte nord de l'Alaska (Porsild, 1930; Allen et al., 1964; Ek-Jander et Fahraeus, 1971), et il devrait être possible de sélectionner des souches adaptées aux opérations forestières et au climat froid du Canada.

Même s'il apparaît qu'une basse température des pousses perturbe la nodulation (Gibson, 1971), la situation est plus compliquée que pour les racines. Toutefois, la culture de trèfles à des températures des racines comprises entre 14 et 20°C et à de basses températures des pousses a montré que le taux de fixation de l'azote augmentait considérablement en cas d'accroissement de la température des pousses durant la photopériode comme durant la période d'obscurité.

Il n'existe aucune donnée sur les relations entre la température des pousses et des racines, la nodulation et la fixation de l'azote par les symbioses actinorhiziennes des symbiotes Frankia.

8,8 Lumière

La quantité et la qualité de la lumière influent sur la croissance des plantes-hôtes et sur la nodulation. La plupart des légumineuses des régions tempérées ne supportent pas la pénombre et pour les utiliser à des fins forestières, le forestier devra éliminer le couvert forestier ou y pratiquer des éclaircies. Il est évident que l'effet de la lumière sur la photosynthèse de la plante-hôte se répercutera sur l'apport en hydrates de carbone aux locus fixateurs d'azote, mais certains autres effets ne sont pas directement associés à la photosynthèse.

L'exposition des racines de Phaseolus vulgaris L. à la lumière blanche juste avant l'inoculation de Rhizobium stimule la nodulation pendant une période d'obscurité subséquente, mais l'exposition prolongée à une forte lumière blanche après l'inoculation supprime la nodulation; l'éclairement des racines influe sur la formation de la symbiose (Grobbelaar et al., 1971). Il apparaît que l'effet de la lumière sur la nodulation peut être associé aux phytochromes de la plante, le système photorécepteur régi par la lumière rouge et la lumière rouge lointaine. Les légumineuses (par ex. Phaseolus) cultivées sous la lumière rouge nodulent très bien, mais une exposition de quelques minutes des racines ou des pousses à la lumière rouge lointaine inhibe la nodulation; sous la lumière bleue, il y a formation lente de quelques nodules seulement. La lumière du soir renferme beaucoup de longueurs d'ondes du rouge lointain comparativement à la lumière du midi, et cela pourrait agir sur la nodulation. Les feuilles des feuillus absorbent davantage de lumière rouge que de lumière rouge lointaine, et celle-ci peut être huit fois plus abondante que la lumière rouge dans la pénombre sous ces arbres. Le forestier devra tenir compte des effets de la lumière sur la nodulation avant d'utiliser les légumineuses pour améliorer le rendement des peuplements forestiers (Lie, 1971). Certaines souches de Rhizobium pourraient tolérer la lumière rouge lointaine.

Avant d'appliquer la fixation de l'azote à l'aménagement forestier, il faut au moins comprendre les principales réactions aux facteurs écologiques de façon à utiliser judicieusement les micro-organismes et les plantes associées. Malheureusement, la biologie des sols forestiers est beaucoup moins connue que

celle des sols agricoles. Alors, bien que les symbioses Rhizobium-légumineuses soient très bien connues, l'auto-écologie du symbiote Frankia dans les symbioses actinorhiziennes qui présentent le plus fort potentiel en aménagement forestier, est mal connue. On sait également très peu de choses sur la fixation de l'azote dans la rhizosphère des plantes forestières et sur l'activité des bactéries fixatrices d'azote dans les nombreux microsites forestiers. Des recherches devront être entreprises afin de combler les nombreuses lacunes dans ces domaines.

9,0 UTILISATION DE LA FIXATION DE L'AZOTE EN FORESTERIE

Depuis des siècles, on utilise les symbioses fixatrices d'azote en agriculture pour améliorer le rendement des cultures et régénérer la fertilité des sols. Les anciens Romains savaient bien que les légumineuses maintenaient la fertilité des sols et en 1613, l'Anglais William Brown, dans une chanson populaire de l'époque, faisait allusion à la vitalité des plantes poussant à proximité des aulnes.

L'utilisation des légumineuses à des fins agricoles, par rotation, et, à un moindre degré, sylvicoles (pépinières), pour rétablir l'azote et les matières organiques, remonte à une époque lointaine, mais celle des symbioses fixatrices d'azote n'est pas très répandue en foresterie. Le maintien de la fertilité des sols ne constitue pas une priorité pour la plupart des forestiers nord-américains qui préfèrent épandre des engrais même coûteux. Le coût toujours croissant des fertilisants, leurs effets nocifs sur les sols et l'intensification de l'aménagement forestier ont incité les chercheurs à mettre au point des techniques d'amélioration des sols biologiques et inoffensives.

Certaines plantes-hôtes à potentiel fixateur ont une croissance rapide, d'autres pas. Les arbres et arbrisseaux vigoureux comme l'aulne et Comptonia exercent une vive concurrence au sein des peuplements forestiers associés, et ils sont plutôt considérés comme des plantes nuisibles par les forestiers. L'utilisation d'arbres et d'arbrisseaux fixateurs d'azote nécessite la mise au point de techniques pour limiter cette concurrence par des moyens biologiques et chimiques. Le mode de régénération par coupes progressives habituellement utilisé ne convient guère à l'utilisation de symbioses fixatrices d'azote; par ailleurs, les modes de régénération par coupe rase, par coupe rase avec semenciers en bouquets et par bandes offrent de meilleures perspectives pour l'utilisation des légumineuses à Rhizobium et des non-légumineuses actinorhiziennes.

L'information contenue dans les sections suivantes met en évidence la nécessité de développer de nouvelles techniques sylvicoles basées sur l'utilisation de ces symbioses. Quelques légumineuses et aulnes seulement supportent beaucoup d'ombre, et les sols forestiers qui ont tendance à être infertiles peuvent être déficients en substances nutritives nécessaires aussi bien à l'activité nitrogénase (phosphore, molybdène, magnésium, etc.) qu'à la croissance des plantes-hôtes (calcium, potassium, oligo-éléments, etc.). Néanmoins, aucun de ces problèmes n'est insoluble.

La contribution de certaines symbioses comme celles associées aux non-légumineuses arborescentes (par. ex. les aulnes), au rendement en fibre ligneuse et à la fertilité du sol peut être grande. Les légumineuses serviront surtout à améliorer les sols forestiers même si certaines espèces arborescentes (Robinia, etc.) peuvent être utilisées pour accroître la production de fibre dans le sud de l'Ontario.

9,1 Effets des légumineuses et des non-légumineuses actinorhiziennes sur la fertilité du sol et le rendement en fibre ligneuse

Les légumineuses et les non-légumineuses actinorhiziennes peuvent améliorer considérablement le rendement en fibre ligneuse et la fertilité du sol. Il apparaît aussi que les aulnes actinorhiziens réduisent les risques d'infection

par les pathogenes des racines comme Poria et Phellinus weirii (Nelson et al., 1978; Wallis, 1968) en produisant des phénols inhibiteurs et en développant des populations rhizosphériques et mycorhiziennes spécifiques (Tarrant et Trappe, 1971). Tarrant et Trappe (1971) ont décrit l'effet de l'aulne sur le sol dans leur excellente étude documentaire.

9,1,1 Amélioration du sol

Les exemples d'améliorations du sol par la litière des aulnes et la fixation de l'azote sont nombreux (tableau 16) comme il a été mentionné à la section 7,0. Alnus rubra, A. glutinosa et A. rugosa produisent chaque année environ 1315 à 5500 kg ha^{-1} de litière de feuilles qui renferme une teneur élevée en azote (2,2 à 3,5 %, poids sec, au four) comparativement à celle des plantes associées (0,7 à 1,6 %, poids sec, au four). L'aulne rouge de l'ouest du Canada produit environ 244 kg ha^{-1} (poids secs, au four) de nodules qui se décomposent et restituent l'azote au sol. Les exsudats des racines et les microorganismes vivant à l'état libre dans les sols forestiers peuvent fournir jusqu'à 60 % de l'azote accumulé comparativement à 40 % pour la litière des feuilles (Zavitovski et Newton, 1968). Les exsudats des racines riches en azote et l'azote fixé par les micro-organismes libres du sol entrent rapidement dans le cycle de l'azote du sol, contrairement à l'azote contenu dans les feuilles; celles-ci sont ingérées par les animaux au sol puis décomposées par les champignons et digérées par les bactéries. On connaît mal l'apport d'azote par les radicelles décomposées de l'aulne, mais chez certaines essences forestières (par ex. Abies amabilis (Dougl.) Forbes) la litière des radicelles peut être plus importante que celles des feuilles (Grier et al., 1981), ce dont il faut tenir compte.

Tableau 16. Sols améliorés par l'aulne[1]

Problème	Pays
Érosion	Japon, Corée
Déchets miniers	Danemark, Allemagne, Royaume-Uni, Hollande, États-Unis
Exploitation agricole abusive	Taiwan, Allemagne
Dégradation des terres forestières	Allemagne, U.R.S.S., États-Unis
Moraine de fond	États-Unis
Tourbière	Irlande
Sols sableux	Tchécoslovaquie, U.R.S.S.
Humus brut et alios ferrugineux	Allemagne
Nappe phréatique élevée	Pologne

[1] D'après Tarrant et Trappe (1971).

Dans la plupart des cas, les aulnes accroissent les teneurs en azote et en matière organique des sols forestiers, abaissent le pH et modifient l'activité microbienne (par ex. la nitrification). L'abaissement du pH peut entraîner une perte d'ions des bases comme K^+, Ca^{++} et Mg^{++} (Franklin et al., 1968) si les sites d'échange dans le sol sont peu nombreux et peu actifs, et dans les sols sous les aulnes la teneur en nitrate est plutôt élevée. De plus amples détails sont donnés par Bollen et Lu (1968), Franklin et al. (1968), Tarrant (1961, 1968), Tarrant et Trappe (1971), Yamaya (1968), et Miller et Murray (1978).

Les aulnes ne sont pas les seules non-légumineuses actinorhiziennes capables d'améliorer les sols forestiers. Ceanothus velutinus Dougl. ajoute environ 32 à 55 kg ha^{-1} an^{-1} d'azote et accroît la température et l'humidité du sol dans les États de l'Ouest américain, améliorant ainsi de 48 % le repeuplement des sites exploités et brûlés avec des semis de sapins baumiers. Des recherches supplémentaires doivent être entreprises sur les effets d'autres symbioses actinorhiziennes (McNabb et al., 1979; Youngberg et al., 1979).

On possède peu de renseignements sur les effets des légumineuses sur les sols forestiers. Toutefois, les légumineuses et en particulier les lupins (Lupinus) sont utilisés pour la foresterie en Europe depuis un certain temps. Les résultats d'expériences menées sur des sites appauvris n'ont guère été encourageants. Par exemple, Rehfuess (1979) a utilisé Lupinus polyphyllus Lindl. sur des sols carencés en substances nutritives, sous des peuplements de pins sylvestres (Pinus sylvestris L.) en Allemagne. Afin de favoriser la croissance de cette légumineuse, on travailla le sol et appliqua des engrais à base de calcium et de phosphore sur le site, mais des dommages considérables furent causés aux racines peu profondes des pins. Rehfuess constata que l'utilisation des lupins combinée au travail du sol et à l'épandage d'engrais accroissait la teneur en calcium et en phosphore du sol, relevait le pH et transformait la matière organique du sol de type mor en type mull. La quantité d'humus a diminué de 7 % pour passer à 33 % et la teneur en azote du sol a augmenté de 15 % seulement. L'auteur conclut que, dans ces conditions, l'épandage d'engrais calciques et phosphorés avec l'emploi répété d'engrais azotés est préférable à la culture du lupin. Les résultats de ces expériences ne signifient pas nécessairement que les lupins ne peuvent pas être utilisés en foresterie, car les effets bénéfiques des légumineuses sont cachés par les effets néfastes du travail du sol et de l'épandage d'engrais. Les perturbations causées au sol et l'accroissement du pH par l'épandage d'engrais auraient presque certainement pour effet d'entraîner des pertes accrues d'azote par ammonisation et par nitrification.

L'expérience sur les lupins menée en U.R.S.S. donna des résultats bien différents. Shtukin (1982) constata que lorsque des lupins étaient plantés dans des sols pauvres sous des peuplements de pins en U.R.S.S. puis enrobés de superphosphate (avec Ca et P) et de chlorure de potassium (KCℓ), il y avait un accroissement de l'humus du sol (18 à 20 %), de la teneur en azote du sol, et des rendements en fibre des pins et des broutilles formées par la végétation au sol.

Le succès des lupins en foresterie dépend dans une large mesure de la technique utilisée, et en particulier de la fertilisation supplémentaire. En Nouvelle-Zélande, on maintient la teneur en azote du sol en plantant des

lupins (Lupinus arboreus L.) sur des cendres volcaniques récentes ou sur des sols sableux où pousse Pinus radiata D. Don (Silvester et al., 1979). Coriaria arborea, une non-légumineuse, offre aussi des perspectives intéressantes comme agent d'amélioration des sols dans ce pays. Il est intéressant de souligner que l'accroissement de la teneur en azote du sol, relevé par Shtukin (1982), s'est produit principalement après la fermeture du couvert de pins et la mort des lupins, donc avec production d'un apport supplémentaire d'azote alors que l'indice de surface foliaire et l'assimilation potentielle du peuplement étaient assez élevés. D'autres légumineuses herbacées ont été utilisées en foresterie, mais à un degré moindre; cependant Haines et al. (1978) signalent que les trèfles et les vesces ont augmenté la teneur en azote du sol et amélioré le rendement de peuplements de Platanus occidentalis L. soumis à de brèves rotations dans le sud-est des États-Unis.

Il est donc amplement prouvé que les légumineuses fixatrices d'azote et les non-légumineuses actinorhiziennes améliorent souvent les sols forestiers et peuvent jouer un rôle en foresterie opérationnelle. Les forestiers qui désirent utiliser ces symbioses doivent se rappeler que certaines plantes actinorhiziennes (par ex. les aulnes) abaissent le pH du sol et risquent de réduire la teneur en matière organique et ralentir la minéralisation et la nitrification. Inversement, les perturbations causées au sol par le sarclage et l'épandage d'engrais calciques peuvent relever le pH et trop accélérer la minéralistion et la nitrification, ce qui réduit les bénéfices tirés des symbioses fixatrices d'azote. En milieu anaérobie, il pourrait y avoir de plus une perte d'azote sous forme de N_2 et de N_2O associée à la dénitrification anaérobie.

En cas de sarclage et d'épandage d'engrais, une attention spéciale devra être accordée aux peuplements de sycomores et de peupliers soumis à de courtes rotations. Le sarclage et l'application d'engrais azotés, calciques et phosphorés peuvent accélérer la nitrification et les pertes de nitrate (NO_3^-). Dans les zones où la nappe phréatique est élevée (par ex. dans les plantations de peupliers), la dénitrification et la perte de N_2 et de N_2O sont probables. Le sarclage et l'épandage abusif d'engrais pourraient entraîner des pertes excessives d'azote et de matière organique.

Il est nécessaire de fertiliser de nombreux sols forestiers pour assurer l'efficacité de la fixation de l'azote et la croissance par symbiose, mais les engrais doivent être appliqués avec prudence. En effet, il faut tenir compte des besoins et des interactions du peuplement forestier dominant, des symbiotes, bactéries ou plantes supérieures, et d'autres micro-organismes qui participent au cycle de l'azote. Il est clair que les nouvelles techniques d'amendement des sols devront tenir compte de la biologie de la végétation forestière et du biote du sol.

9,1,2 Amélioration du rendement

L'effet de l'aulne rouge sur le peuplier occidental (Populus trichocarpa Torr. et Gray) illustre bien l'effet des non-légumineuses actinorhiziennes sur la croissance des arbres. Quatre ans après leur établissement, le rendement en poids sec de peuplements mixtes de peupliers et d'aulnes était 35 % plus élevé que celui de peuplements purs de l'une ou l'autre des deux espèces, en raison surtout de la croissance plus rapide du peuplier. Il y eut simultanément un

accroissement de la teneur en azote du sol (De Bell et Radwan, 1979). Un autre exemple est l'effet d'Elaeagnus umbellata Thunb. planté dans des peuplements de chênes très espacés (Juglans nigra L.) En dépit du fait que des applications antérieures d'engrais azotés n'avaient eu aucun effet sur les chênes, l'accroissement en hauteur et en diamètre des chênes associés aux aulnes était supérieur de 70 et 67 %, respectivement, à celui des peuplements de chênes purs (Funk et al., 1979). Il est intéressant de noter que cet accroissement s'est produit malgré la grande allélopathie du chêne, laquelle aurait pu influer sur la nodulation de l'aulne.

Les conifères peuvent aussi tirer des avantages de la présence d'aulnes. Dans l'État de Washington, des Douglas taxifoliés furent plantés sur de l'argile silteuse bien drainée, puis en 1953, une rangée d'aulnes rouges fut intercalée pour servir de pare-feu. Après 27 ans, le volume de bois de la forêt mixte avait doublé, la croissance des sapins était plus rapide, les tiges et les couronnes étaient mieux formées et la teneur en azote du sol était plus élevée. Comme le peuplement n'avait pas été établi à des fins expérimentales, il y eut des problèmes de randomisation, mais la tendance était nette (Tarrant, 1961; Harrington, et al., 1981).

On possède peu de renseignements sur les effets des autres non-légumineuses actinorhiziennes, mais Myrica semble améliorer le rendement des pins. Au Japon, Uemura (1971) constata que l'implantation de Myrica rubra Sieb. et Zucc. dans des peuplements de Pinus thunbergii Parl. avait permis d'accroître le rendement des pins et la teneur en azote du sol. Les conditions dans lesquelles s'est déroulée cette expérience sont douteuses, mais les résultats sont indicatifs.

Il existe peu de données sur les effets des légumineuses sur la croissance des arbres, mais Haines et al. (1978) signalent que dans le sud des États-Unis, l'établissement de trèfles et de vesces dans des peuplements de sycomores (Platanus) avant la fermeture du couvert a permis de doubler, voire de tripler la croissance des arbres. On connaît d'autres exemples d'arbres ayant tiré des avantages de la proximité des symbioses fixatrices d'azote (tableau 17), et on peut obtenir de plus amples renseignements dans Haines et De Bell (1979) et Tarrant et Trappe (1971).

Les rapports sur les effets des arbres, arbustes et arbrisseaux et les herbacées fixateurs d'azote sur la fertilité des sols forestiers et la croissance des arbres sont basés pour la plupart sur des expériences non conçues à ces fins spécifiques ou menées sur de très petites parcelles, ou sur l'extrapolation de résultats obtenus en laboratoire ou dans des serres. Peu d'expériences sur le terrain résistent à un examen approfondi.

Il est clair que les plantes fixatrices d'azote améliorent habituellement les sols forestiers et favorisent souvent la croissance des arbres. Toutefois, il est nécessaire de mener des expériences rigoureuses à l'aide de plusieurs essences et à divers endroits, en particulier au Canada, afin de mettre au point des techniques adéquates et de faciliter la planification.

9,2 Techniques sylvicoles

Les modes d'utilisation des légumineuses et des non-légumineuses symbiotiques fixatrices d'azote sont nombreux en aménagement forestier, mais ils sont

Tableau 17. Essences forestières bénéficiant de l'association avec des non-légumineuses fixatrices d'azote (d'après Haines et De Bell, 1979; et Tarrant et Trappe, 1971)

Genre de non-légumineuses actinorhiziennes	Sites	Essences forestières avantagées
Alnus	Sols pauvres érodés, sables, graviers, résidus miniers, tourbières	Populus, Fraxinus, Pseudotsuga, Picea, Malus
Elaeagnus	Sols pauvres, zones perturbées, dunes	Juglans
Myrica	Tourbières acides, dunes, résidus miniers	Pinus
Ceanothus	Sites secs, chaparral	Pseudotsuga Pinus
Coriaria	Sables, graviers, argiles, sols humides, débris volcaniques	Pinus

soumis à certaines restrictions puisque les plantes-hôtes supérieures ne peuvent pousser dans les endroits très ombragés. Les plantes herbacées et arbustives plus petites ne doivent donc être implantées que dans les endroits dégagés (coupes rases, coupes par bandes, coupes par bouquets) ou sous des couverts ouverts, bien que certaines plantes arborescentes vigoureuses (comme les aulnes) capables d'entrer en compétition avec les arbres dominants puissent pousser après la fermeture du couvert forestier. Naturellement, les aulnes à croissance rapide peuvent produire de la fibre (Fortin et Carlisle, 1983).

Dans les futaies jardinées, il n'est pas toujours nécessaire d'amender le sol, mais dans les zones de coupe rase ou d'incinération où le site n'a pas été régénéré depuis plusieurs années, les pertes d'azote et de matière organique du sol sont sans doute considérables et difficiles à compenser en milieu naturel. À elle seule, l'incinération des déchets de coupe oxyde de fortes quantités d'azote qui s'échappe sous forme de gaz. Dans ce cas, le forestier doit envisager les solutions suivantes: laisser le sol tel quel en espérant que l'azote et la matière organique se régénéreront avec le temps, appliquer des engrais ou utiliser les symbioses fixatrices d'azote (avec ou sans engrais). Le coût de l'opération peut être un facteur déterminant, mais si le forestier veut vraiment restaurer la teneur en azote et la matière organique du sol, il n'aura peut-être d'autre choix que d'utiliser les symbioses fixatrices d'azote, avec ou sans fertilisation complémentaire.

Comme il a été déjà mentionné, les engrais azotés peuvent stimuler la nitrification et déclencher des pertes additionnelles de nitrates et

ultérieurement, de N_2 et de N_2O par dénitrification dans les microsites anaérobies. Avec l'application massive de déchets organiques de scierie sur les sols forestiers afin de compenser les pertes de matière organique dans le sol, il y a un risque d'obtenir une hausse nuisible de la proportion de C à N si les déchets, même exempts de métaux lourds toxiques, renferment de l'azote en faibles quantités. Les arbres croissent facilement sur un milieu hydroponique qui reçoit de forts apports en énergie, mais la productivité à long terme des sols forestiers dépend des propriétés physico-chimiques et de l'activité du biote du sol.

Si le forestier décide d'utiliser des légumineuses et des non-légumineuses fixatrices d'azote, il devra peut-être choisir un mode de fertilisation qui permette de stimuler l'établissement et l'activité de ces symbioses, et modifier les doses d'herbicides pour tenir compte des effets des phytotoxines sur les organismes du sol. Il devra également s'assurer que les symbiotes mycorhiziens appropriés soient associés au système fixateur d'azote pour favoriser l'absorption de phosphore (pour l'énergie ATP), de façon à réduire l'utilisation d'engrais phosphatés. Il devra tenir compte tout à la fois des besoins et des réactions tant des arbres que du biote du sol, mais, règle générale, les forestiers sont trop peu renseignés sur la biologie des sols pour tirer pleinement profit de cette méthode (Fortin et Carlisle, 1983).

Les symbioses fixatrices d'azote peuvent être utilisées dans l'aménagement de forêts <<naturelles>>, mais elles sont particulièrement utiles en foresterie intensive caractérisée par de courtes rotations, une exploitation par arbre entier et des génotypes forestiers à croissance rapide. Ces systèmes hautement intensifs ouvrent d'excellentes perspectives de production de fibre ligneuse à des fins énergétiques et pour d'autres produits qui ne nécessitent pas d'arbres de grandes dimensions. Toutefois, plus le système est intensif et plus il s'éloigne de la forêt <<naturelle>> complexe, plus il faut d'énergie pour maintenir le système et la productivité du site. Les forestiers doivent tenir compte des assez grands besoins énergétiques associés aux traitements intensifs, et doivent limiter l'utilisation de l'énergie non renouvelable. Les plantes fixatrices d'azote offrent les meilleures perspectives à cet égard, car elles produisent de l'azote combiné en utilisant l'énergie solaire. Il sera peut-être nécessaire d'appliquer des engrais pour établir les symbioses, mais les produits chimiques utilisés seront surtout des bases comme le calcium et le magnésium, et des micronutritifs comme le molybdène, de préférence aux engrais azotés qui sont coûteux et consomment de grandes quantités d'énergie.

Le choix des traitements basés sur l'utilisation de plantes en association symbiotique fixatrice d'azote dépend des objectifs de gestion. Aux fins de ce rapport, nous supposerons que l'objectif visé est d'obtenir une forte production en fibre et de conserver au sol sa fertilité. Si le forestier désire constituer des broutilles pour la faune indigène, il devra s'assurer de la palatabilité des plantes fixatrices d'azote, et dans les cas où des produits secondaires sont requis, opter pour des variétés de lupins dont les graines renferment beaucoup d'huile.

Haines et De Bell (1979) ont étudié les pratiques culturales à la disposition des forestiers qui veulent utiliser les plantes en symbiose fixatrice d'azote (tableau 18). Ils proposent de cultiver les plantes fixatrices d'azote en alternance avec les peuplements forestiers incapables de former des

Tableau 18. Systèmes de culture utilisant des plantes en symbiose fixatrice d'azote (d'après Haines et De Bell, 1979)

1. Rotation

   a. Enfouissement d'engrais vert constitué de plantes fixatrices d'azote qui ne produisent pas de fibre commerciale, suivi d'une plantation commerciale.[1]
   b. Peuplements alternés d'espèces forestières commerciales, dont l'une capable de former des symbioses fixatrices d'azote et l'autre pas.

2. Espèces mélangées

   a. Mélange de deux espèces forestières commerciales capables de former des symbioses fixatrices d'azote.
   b. Essences fixatrices d'azote sans fibre de valeur commerciale, sous un étage supérieur d'essences forestières commerciales non fixatrices d'azote pendant presque toute la rotation.
   c. Essences fixatrices d'azote sans fibre commerciale, sous un étage dominant d'espèces commerciales non fixatrices d'azote, jusqu'à la fermeture du couvert seulement.

3. Arbres fixateurs d'azote comme peuplement principal.

[1] Un tel système peut donner un produit commercial dérivé des légumineuses herbacées (par ex. graines oléagineuses des lupins).

symbioses. Il peut s'agir simplement d'engrais verts que l'on enfouit dans le sol après destruction aux herbicides (par ex. les légumineuses) ou d'espèces commerciales comme l'aulne rouge. Cette méthode permet d'éviter les problèmes associés à l'implantation d'espèces fixatrices d'azote sous les couverts forestiers. L'utilisation d'engrais verts convient particulièrement aux courtes rotations pratiquées sur des sols assez fertiles (par ex. peuplier, sycomore, etc.), mais présente l'inconvénient d'interrompre la production de fibre pendant un à trois ans.

L'implantation d'espèces mélangées décrite au tableau 18 présente l'avantage de ne pas interrompre le cycle de la production de fibre. Cette méthode comporte toutefois un inconvénient, les plantes fixatrices d'azote peuvent exercer une trop vive concurrence et nécessiter ainsi un contrôle serré, et ne pas survivre assez longtemps pour offrir des bénéfices à long terme, notamment si les essences forestières dominantes non fixatrices d'azote croissent rapidement et ferment prématurément le couvert forestier, jetant ainsi dans l'ombre les plantes fixatrices d'azote. Il sera possible de surmonter ces problèmes par l'utilisation d'espèces compatibles et un espacement adéquat.

Les arbres fixateurs d'azote peuvent aussi constituer des peuplements forestiers principaux s'ils produisent de la fibre commerciale. Dans la plupart des régions canadiennes, seuls les aulnes peuvent être utilisés à cette fin, mais dans les régions méridionales, Robinia peut remplir ce rôle, et dans les régions côtières au climat assez doux, le choix est plus vaste.

Le forestier doit évidemment choisir des plantes adaptées aux sites en question. Sur des sols appauvris, il peut implanter des non-légumineuses comme Alnus, Myrica et Comptonia, mais il doit se rappeler que les deux derniers genres sont les hôtes de la forme sporifère de l'agent de la rouille calleuse de la comptonie (Cronartium comptonia Arth.) et ne devraient pas être implantées près d'arbres susceptibles d'être attaqués par ce champignon, par exemple, Pinus banksiana Lamb., P. ponderosa Laws. et P. contorta Dougl. (Davidson et Prentice, 1967).

9,3 Amélioration génétique de l'aulne

Au Canada, les aulnes à potentiel forestier, soit Alnus rubra, A. crispa, A. rugosa, A. glutinosa et A. incana, sont tous très largement répartis dans leur habitat naturel. Même Alnus rubra, un arbre assez fragile de la côte ouest de l'Amérique du Nord surtout, se rencontre entre les latitudes 34 et 60°N environ (Johnson, 1968). Ces populations nombreuses et variées constituent un vaste fonds génétique de grande valeur, mais les forestiers doivent aussi faire preuve d'une extrême prudence en sélectionnant les provenances d'aulnes.

Bien qu'A. rugosa et A. crispa soient très résistants et vigoureux, il s'agit surtout d'espèces arbustives peu utiles pour la production de fibre. Toutefois, leurs vastes populations comprennent probablement des variétés arborescentes caractérisées par des tiges principales bien proportionnées et une dominance apicale; des efforts doivent être entrepris en vue de les localiser, de les sélectionner et d'en faire la propagation. On sait que certains aulnes forment des hybrides (Hall et Maynard, 1979), il serait donc possible d'en créer à partir des variétés arbustives, vigoureuses et résistantes, et des variétés arborescentes pour combiner la forme des tiges, la résistance et la vigueur.

De nombreux aulnes ont l'avantage de se rapprocher d'un idéotype forestier (arbre idéal). Ils sont caractérisés par une vaste distribution, une grande variabilité (qui comprend certains génotypes recherchés pour la forme parfaite de la tige et de la couronne, une grande résistance, une croissance rapide), une floraison hâtive et un rajeunissement facile. Ils forment aussi des symbioses fixatrices d'azote avec Frankia, un trait qui serait génétiquement variable. Leurs points faibles sont leurs besoins élevés en humidité, leur activité photosynthétique apparemment réduite, et des propriétés ligneuses peu appréciées dans certains secteurs de l'industrie forestière. Néanmoins, ces imperfections sont génétiquement variables et pourraient être surmontées par des manipulations génétiques (Gordon, 1978).

La génétique des aulnes en Amérique du Nord n'a pas souvent fait l'objet d'études, et constitue un vaste champ de recherches vierge pour les chercheurs canadiens. Des recherches faites sur l'aulne rouge arborescent (A. rubra) aux États-Unis révèlent qu'il semble exister de très grandes variations à l'intérieur d'une même provenance d'Alnus rubra âgés de huit ans près d'Olympia (Washington), constituée de génotypes de l'Alaska, de la Colombie-Britannique, de l'État de Washington, de l'Oregon et de l'Idaho, les arbres à la croissance la plus rapide venaient du nord-ouest de l'État de Washington. De bons résultats ont également été obtenus chez les arbres de la Colombie-Britannique, du sud-ouest de l'État de Washington et de l'Oregon; les taux de survie variaient entre 97 et 100 %. Chez les arbres âgés de huit ans, le diamètre moyen de

la meilleure provenance était d'environ 9,4 cm (3,7 po) et la hauteur d'environ 9 m (30 pi), tandis que les provenances de Juneau (Alaska) et de Sandpoint (Idaho) croissaient beaucoup plus lentement, mais avaient une meilleure résistance au gel. Les paramètres étudiés comprenaient la grosseur et la forme de la tige, la largeur de la couronne, l'angle de la tige, le diamètre des branches, la densité du bois, et l'épaisseur de l'écorce. La largeur de la couronne, l'angle des branches et l'épaisseur de l'écorce furent les seuls paramètres à varier considérablement d'une provenance à l'autre, mais des variations importantes furent observées entre les arbres d'une même provenance et ce, pour tous les paramètres. Les auteurs sont arrivés à la conclusion que la sélection un à un des meilleurs sujets parmi de vastes populations constitue une bonne méthode de sélection et d'amélioration de l'aulne.

Les aulnes s'hybrident dans leur milieu naturel, et de nombreux hybrides artificiels (tableau 19) ont été obtenus (Murai, 1964; Hall et Maynard, 1979). L'hybride Alnus rubra x A. glutinosa connaît une bonne croissance (Ljunger, 1959), ce qui suppose que la forme arborescente et la croissance rapide de l'aulne rouge peuvent être transférées à des espèces plus résistantes au froid. Il existe toutefois des obstacles à l'hybridation (par ex. la croissance tardive du tube pollinique) (Millar, 1977; Hagman, 1970, 1975). À l'intérieur du sous-genre Alnus utilisé dans les classifications de Furlow (1974) et de Chiba (1966), l'hybridation est commune, mais aucun croisement n'a été signalé à l'intérieur du sous-genre Clethropsis. On peut réaliser des croisements à l'intérieur du sous-genre Alnobetula (par ex. A. firma x A. sieboldiana, A. firma x A. pendula), mais les résultats sur le plan de la croissance sont inconnus (Hall et Maynard, 1979).

La plupart des espèces d'aulnes ont 28 chromosomes, mais certains aulnes japonais (Alnus sieboldiana, A. firma, et A. inokumae) possèdent respectivement 56, 42 et 14 chromosomes. Il arrive parfois que certains individus d'une

Tableau 19. Hybridation réussie des aulnes (Alnus)[1]

Hybride		Référence
A. glutinosa[2]	x A. hirsuta	Hall et Maynard, 1979
A. glutinosa	x A. inokumae	"
A. glutinosa	x A. orientalis	"
A. japonica	X A. glutinosa	"
A. cordata	X A. glutinosa	"
A. rubra	x A. glutinosa	"
A. incana	x A. glutinosa	"
A. incana	x A. subcordata	"
A. incana	x A. japonica	"
A. incana	x A. orientalis	"
A. incana	x A. hirsuta	"
A. japonica	x A. inokumae	"
A. japonica	x A. subcordata	"
A. rubra	x A. glutinosa	Ljunger, 1959

[1] Les noms d'espèces ne sont pas donnés par les auteurs.
[2] Plante-mère femelle indiquée d'abord.

espèce ayant normalement 28 chromosomes sont polyploïdes à 42 ou 56 chromosomes (tableau 20), et la polyploïdie dans le genre Alnus peut présenter des avantages pour l'amélioration génétique (Murai, 1964; Chiba, 1962; Stettler, 1978; Gram et al., 1941; Johnsson, 1951). La polyploïdie du genre Alnus est déconcertante, car on ne connaît pas avec certitude le nombre chromosomique de base. Les chercheurs ont tendance à considérer que le nombre chromosomique <<normal>> est diploïde (2n=28), que le nombre haploïde est de n=14, que le nombre triploïde est de 3n=42, et que le nombre tétraploïde est de 4n=56 (tableau 20). Toutefois, Chiba (1966) présente de bons arguments en faveur d'un nombre de base de 7 (semblable au Betula, qui est apparenté) ce qui signifie que les aulnes dits <<normaux>> possédant 28 chromosomes seraient des tétraploïdes, et que les aulnes à 56 chromosomes seraient des octoploïdes (Gram et al., 1941). Les opinions sont donc très partagées dans ce domaine (Hall et Maynard, 1979).

Tableau 20. Polyploïdie chez Alnus

Espèce	Degré de polyploïdie[1] [3]						
	2x	3x	4x	5x	6x	7x	8x
	(nbre de chromosomes)						
A. inokumae	14		28				
A. hirsuta			28				56
A. glutinosa			28		42		56
A. subcordata[2]			(28?)		42		56
A. orientalis[2]			(28?)		42		(56?)
A. japonica			(28?)		42		56
A. rubra x glutinosa					42		

[1] Si n=7 = haploïde.
[2] Hybrides putatifs +.
[3] Hall et Maynard, 1979; Gram et al., 1941; Johnson, 1951; Chiba, 1966.

La croissance des triploïdes chez certaines espèces forestières (par ex. Betula, Malus) est souvent bonne, mais la performance des tétraploïdes est généralement décevante (observation personnelle). De nombreux aulnes <<tétraploïdes>> (n=28) poussent très bien, ce qui surprend un peu s'il s'agit de véritables tétraploïdes.

En raison de la variabilité des aulnes, Stettler (1968) conclut que l'aulne rouge renferme un matériel génétique considérable, ce qui suppose que les hybrides d'A. rubra, A. glutinosa, A. rhombifolia et A. incana ont un avenir prometteur. Selon lui, l'aulne rouge destiné à être implanté dans les forêts à brèves rotations devrait être sélectionné pour sa croissance juvénile rapide, les propriétés de ses fibres, la formation rapide de rejets après la formation mécanique de taillis, et la production d'azote. Si la production de grumes est l'objectif visé, il propose de sélectionner les arbres en fonction de la croissance soutenue en volume, de la forme de la tige et de la ramification, de la production modérée de semences, et de la qualité de la fibre. Il suggère de pratiquer une sélection de masse parmi les meilleurs arbres laissés sur place pour produire des semences, ou de faire des tests de descendance sur des arbres-plus à l'aide de greffes pratiquées dans des

vergers à graines clonaux. Hall et Maynard (1979) expliquent d'autres méthodes d'amélioration des aulnes.

On ne possède pas de renseignements détaillés sur la génétique et l'amélioration des plantes actinorhiziennes arborescentes et arbustives autres que les aulnes. La génétique et l'amélioration génétique des légumineuses dépassent le cadre du présent rapport.

9,4 Reproduction

Les aulnes se reproduisent à partir de graines ou de rejets dans leur milieu naturel, ou à partir de boutures et de cultures tissulaires dans des serres et en laboratoire. Il semble n'exister aucun problème majeur de reproduction.

L'aulne rouge produit des graines à l'âge de 10 ans environ, et atteint sa production optimale vers 25 ans, avec de bonnes années tous les 4 ans, et des années moyennes intermédiaires. Pour ouvrir les <<cônes>>, on peut les sécher à l'air pendant plusieurs semaines ou au séchoir à une température de 26 à 37°C (80 à 100°F); deux boisseaux de cônes produisent environ 0,7 kg (1,5 lb) de graines pleines à 95 % après leur nettoyage par tamisage ou à l'air. On ne sait pas encore si la stratification froide-humide stimule la germination de l'aulne rouge. Au cours d'une expérience tentée à Duncan (C.-B.) environ 60 % des graines non stratifiées ont germé comparativement à 67 % pour les graines stratifiées. Le stockage pendant un an et à une température de -19°C a réduit à 50 % le taux de germination des graines non stratifiées. Au cours d'une expérience menée à l'Université de Washington, des graines stockées pendant 3 ans ont subi un trempage de 24 heures, ce qui a permis d'optimaliser la germination (environ 30 %). Les graines de l'aulne rouge ont une germination phytochrome, c'est-à-dire que la lumière rouge stimule la germination et que la lumière rouge lointaine l'inhibe. Les semis poussent bien dans des contenants renfermant un milieu de tourbe-vermiculite-perlite (d'une proportion de 1 à 1 à 1), et peuvent facilement être cultivés à racines nues (Kennedy, 1978).

Des boutures ont été enracinées, avec un taux de réussite variable (Zach, 1941; Kenady, 1978; Schmid, 1972). L'utilisation d'acide indole-3-butyrique et d'eau vaporisée a permis d'obtenir un taux de réussite de 50 à 100 % avec des boutures de bois vert. Monaco et al. (1978) ont obtenu d'excellents résultats (tableau 21) en enracinant des boutures d'aulne rouge dans une solution de 4000 à 8000 ppm IBA + fongicide à base de benomyl à 10 %, en milieu humide (eau vaporisée ou sacs en plastique), avec une photopériode de 16h, une luminosité de 4000 à 5000 lux, et une température de 22 à 25°C pendant le jour et de 16 à 22°C pendant la nuit. Au Canada, il est possible d'enraciner d'autres espèces d'aulne en été par vaporisation des boutures de bois vert, mais l'enracinement de boutures prélevées sur du bois plus vieux donne des résultats peu satisfaisants (Zdrazil, Z., comm. pers.).

Les données sur les méthodes de greffage des aulnes sont peu nombreuses. Lepisto (voir Kenady, 1978) a constaté que des greffons d'aulne parvenus à maturité peuvent être placés près de l'extrémité supérieure des porte-greffes de un à deux ans en pratiquant des greffes latérales. Des méthodes de greffage fiables doivent encore être mises au point pour les aulnes.

Tableau 21. Enracinement des boutures d'aulne rouge (Alnus rubra Bong) (d'après Monaco et al., 1978)

Condition[1]	Traitement	Enracinement %
A	4000 ppm IBA[2] + 10 % benomyl	78
A	8000 ppm IBA + 10 % benomyl	82
A	10 000 ppm IBA + 10 % benomyl	50
B	4000 ppm IBA + 10 % benomyl	100
B	8000 ppm IBA + 10 % benomyl	100

[1] Condition A = Temp. 22°C/16°C, Temp. min. 25°C au fond du contenant.
Vaporisation par le haut, photopériode de 16h, 4400 lux.
Condition B = Temp. 25°C/22°C, sacs en plastique, photopériode de 16h, 5000 lux.

[2] IBA = acide indole-3-butyrique.

La reproduction de l'aulne peut se faire par culture tissulaire. Une culture *in vitro* de l'aulne (*Alnus glutinosa*) fut réalisée dans les années 30, mais il fallut attendre jusque dans les années 70 pour que cette méthode suscite à nouveau de l'intérêt. Depuis, *A. rubra* fut cultivé *in vitro* à partir de pousses terminales, de bourgeons axillaires, et d'hypocotyles de plantules, et *A. glutinosa* fut cultivé à partir de pousses terminales prélevées sur de jeunes plants. D'autres arbres et arbustes fixateurs d'azote comme *Gleditsia trichanthus* var. *inermis* Willd., *Paulownia taiwaniana*, *P. tomentosa* Steud. et *Robinia pseudoacacia* L., ont également été cultivés avec succès à partir de pousses terminales, de bourgeons axillaires, de pétioles, de bases foliaires, et de cals (Brown, 1981). Des recherches récentes effectuées à l'Université Laval (Québec) montrent qu'il est possible de faire la culture tissulaire d'*Alnus*, *Shepherdia* et *Elaeagnus* (Lalonde, comm. pers.).

Les aulnes semblent offrir d'excellentes perspectives pour la manipulation génétique basée soit sur des modes de sélection et d'amélioration classiques, soit sur la fusion somatique, l'amélioration des haploïdes, et la ploïdie induite.

9,5 Herbicides et engrais

Il est probable que l'utilisation de plantes fixatrices d'azote en foresterie intensive nécessite dans une certaine mesure l'épandage d'herbicides et d'engrais. Bien que l'utilisation de symbioses fixatrices d'azote vise d'abord à maintenir la teneur en azote et en matière organique du sol et à limiter l'emploi d'engrais azotés coûteux, elle ne peut remplacer totalement la fertilisation (Fortin et Carlisle, 1983).

L'utilisation d'herbicides peut également être requise pour lutter contre les mauvaises herbes et éliminer les plantes fixatrices d'azote trop compétitives ou devenues inutiles. Les engrais et les herbicides agissent à la fois sur les micro-organismes vivant à l'état libre ou en association symbiotique dans le sol, et sur les plantes-hôtes.

9,5,1 Engrais

Les effets de la fertilisation sur la fixation de l'azote per se ont déjà été décrits dans le présent rapport. À titre récapitulatif, les engrais azotés agissent sur la nodulation, le taux de fixation de l'azote et la nitrification, trois phénomènes sensibles à la teneur en azote du sol et aux variations du pH causées par l'addition des ions avec l'engrais. Le calcium, le magnésium, le phosphore et le molybdène sont des éléments essentiels à la fixation de l'azote. Les engrais à base de calcium relèvent le pH dans beaucoup de sols et influent donc sur la nitrification et la fixation de l'azote. L'augmentation de la nitrification due à un accroissement du pH du sol peut accélérer la dénitrification anaérobie. Le forestier qui prévoit utiliser des légumineuses sur des sols assez pauvres en bases devrait penser à appliquer du calcium, du phosphore et du molybdène.

Les engrais comme les superphosphates fournissent du calcium et du phosphore. Toutefois, si les sols contiennent des minéraux phosphatés et si les racines des plantes fixatrices d'azote sont mycorhizés, l'apport supplémentaire de phosphore n'est peut-être pas nécessaire. Il est préférable (et plus économique) d'appliquer alors de la chaux ou de la dolomite (Ca + Mg), en tenant compte toutefois de la hausse probable du pH du sol et des effets sur la nitrification. Une hausse du pH augmente la disponibilité du molybdène quand le sol contient des minéraux à molybdates (Fortin et Carlisle, 1983).

Le molybdène qui intervient dans le transfert des électrons se présente sous la forme d'anion molybdate (MoO_4^-) dans le sol, ou d'ion $HMoO_4^-$ dans les milieux acides où un pH élevé augmente la teneur en molybdène disponible. Le molybdène peut être appliqué sous forme de molybdate d'ammonium ($(NH_4)_2MoO_4$), de molybdate de sodium anhydre (Na_2MoO_4) et de trioxyde molybdique (MoO_3); ces composés respectifs contiennent 49, 46 et 58 à 62 % de molybdène et peuvent être appliqués sous forme de produits chimiques bruts (Burgess, 1983). Idéalement, les composés de molybdène devraient être incorporés dans un engrais Ca + Mg + P à action lente pour légumineuses, mais les auteurs ignorent l'existence d'un tel produit.

Les mêmes principes s'appliquent aux symbioses actinorhiziennes comme Alnus, Myrica et Comptonia; il faut appliquer du calcium, du magnésium, du phosphore et du molybdène lorsque le sol en contient très peu. Malheureusement, vu la très grande rareté des renseignements sur l'auto-écologie des symbioses actinorhiziennes et des symbiotes d'actinomycètes (Frankia spp.), il est impossible d'être plus précis (Fortin et Carlisle, 1983).

L'addition d'engrais appropriés a évidemment des répercussions sur les micro-organismes fixateurs d'azote vivant à l'état libre dans le sol ainsi que des effets sur les processus bactériens associés, soit la minéralisation de la matière organique, la nitrification et la dénitrification. Les effets sur la rhizosphère, lorsqu'il existe des raisons de croire que la fixation de l'azote est beaucoup plus importante qu'on ne trouve normalement, peuvent être

particulièrement appréciables. Nos connaissances sont toutefois très limitées dans ce domaine.

Dans le passé, les programmes d'amendement des sols élaborés par les administrateurs forestiers visaient essentiellement à combler les besoins immédiats des arbres-hôtes; toutefois, si la fixation de l'azote est utilisée comme outil de gestion, il faudra amender les sols en tenant compte des besoins du peuplement forestier dominant, des arbres-hôtes et des symbiotes bactériens. Comme le soulignait Bengsten (1979) à propos de l'accumulation et du cycle naturels des matières nutritives, il faut <<faire une utilisation hautement sélective des engrais en tant que catalyseurs de ces processus, plutôt qu'une utilisation massive comme substituts ou comme traitement-choc>>.

9,5,2 Herbicides

L'emploi d'herbicides est très répandu en agriculture et en foresterie pour lutter contre les mauvaises herbes et réduire la compétition indue. La plupart des défoliants entrent éventuellement dans le sol par les voies suivantes: par contact direct, par lessivage, par les exsudats des racines et par la décomposition des plantes mortes. Ces produits chimiques toxiques ont suscité de vives inquiétudes auprès du public en raison des dangers qu'ils présentent pour la santé.

Depuis longtemps, les agronomes s'inquiètent des effets possibles de ces toxines sur les organismes du sol comme Nitrosomonas, Nitrobacter et les diazotrophes qui jouent un rôle primordial dans les diverses transformations de l'azote. Toutefois, les forestiers semblent moins conscients de l'importance du biote du sol et ne manifestent que très peu d'inquiétudes, voire aucune. La dégradation rapide de beaucoup d'herbicides dans le sol semble rassurer les administrateurs forestiers. Bien que les produits de la dégradation soient généralement moins toxiques que l'herbicide initial, ils ont des effets biologiques différents et peuvent persister longtemps (Greaves et al., 1976).

Même les agronomes ne savent pas encore avec certitude si l'effet des herbicides sur les organismes terricoles entraîne une réduction de la fertilité du sol, car les méthodes utilisées pour évaluer le rôle du microbiote dans le maintien de la fertilité du sol ne sont pas toujours fiables, et les phénomènes en question sont mal connus. Les techniques modernes devraient permettre de mieux comprendre le rôle de ces organismes dans la fertilité des sols et la productivité des sites (Greaves et al., 1976).

En ce qui concerne le cycle de l'azote, Nitrosomonas (bactérie qui transforme l'ammoniac en nitrite dans une première opération de la nitrification) est plus sensible aux herbicides que Nitrobacter (qui complète la nitrification en oxydant le nitrite en nitrate) (Greaves et al., 1976). L'épandage d'herbicides peut alors provoquer une accumulation d'azote sous forme d'ammoniaque. L'effet nocif ou bénéfique qui en résulte dépend des essences forestières en présence, les besoins en ions d'ammonium et de nitrate variant selon les espèces (Van Den Driessche, 1971). Toutefois, les ions d'ammoniaque, qui sont peu mobiles, sont également moins susceptibles d'être lessivés que les ions de nitrate plus mobiles, lesquels peuvent être réduits encore en azote

gazeux mobile et en oxyde nitreux par dénitrification dans les microniches anaérobies du sol.

Certains herbicides inhibent la photosynthèse et nuisent aux algues vertes du sol ainsi qu'aux algues bleues phototrophes fixatrices d'azote (Venkataraman et Rajyalakshmi, 1972; Da Silva et al., 1973), mais ces dernières semblent bénéficier d'une récupération assez rapide. L'activité phytotoxique des toxines augmente en présence de fortes doses d'herbicides et en cas de baisse du pH du sol (Kirkwood et Fletcher, 1970; Fletcher et al., 1970).

L'effet des herbicides sur les bactéries libres fixatrices d'azote varie selon les substances chimiques présentes, les plantes et les souches des micro-organismes. Le 2,4-D a réduit les populations d'Azotobacter dans les rhizosphères des plantes agricoles comme le maïs et la pomme de terre (Bagyaraj et Rangaswami, 1972; Tyagni-Ryadno, 1969), alors qu'il a stimulé celle de Clostridium dans les rhizosphères de ces mêmes plantes. Les auteurs n'ont trouvé aucun renseignement sur les effets des herbicides sur les bactéries fixatrices d'azote présentes dans les rhizosphères des plantes forestières.

Les symbioses des Rhizobium et des légumineuses tirent des avantages et des inconvénients de certains herbicides comme la simazine. Des doses de simazine de 8 ppm ont eu des effets négligeables sur les symbioses, mais des doses plus fortes ont inhibé 12 des 14 souches de Rhizobium sur la légumineuse Phaseolus, réduisant ainsi la nodulation; le simazine réduit aussi la nodulation et la fixation de l'azote chez d'autres plantes comme la luzerne, le trèfle et le pois. Des données montrent que certaines plantes-hôtes (par ex. le trèfle) sont plus sensibles aux herbicides que Rhizobium, et que les interactions entre les herbicides et les bactéries varient beaucoup (Greaves et al., 1976). On ne possède aucune information sur les effets des herbicides sur le symbiote Frankia des arbres actinorhiziens comme l'aulne.

Les herbicides modifient également les mycorhizes et par ricochet, la capacité des champignons mycorhiziens à accroître l'absorption du phosphore nécessaire à la fixation efficace de l'azote par la nitrogénase. Les herbicides à triazine changent la morphologie et modifient la structure des populations ectomycorhiziennes, et la simazine peut multiplier les mycorhizes sur les pins (Smith, 1973). De fortes concentrations de simazine et d'atrazine ont tendance à stimuler la croissance de certaines espèces ectomycorhiziennes, contrairement à d'autres comme le 2,4,5-T, le dichlorobenil et le chlorthiamide (Greaves et al., 1976). L'absorption ectomycorhizienne de phosphore par le pin sylvestre (Pinus sylvestris L.) peut être totalement inhibée par la présence en trace (1 ppm) de 2,4,5-T, et inhibée légèrement (10 %) en présence de 120 ppm de chlorthiamide. Les auteurs n'ont trouvé aucune information sur les effets des herbicides sur les endomycorhizes.

Il ne fait aucun doute que les herbicides agissent sur les bactéries libres du sol fixatrices d'azote, les symbioses fixatrices d'azote et d'autres bactéries qui interviennent dans la fixation de l'azote, mais ces interactions sont loin d'être constantes. Comme le signalaient Greaves et al. (1976): <<Les résultats contradictoires sont non pas l'exception, mais la règle>>, mais ces effets ne peuvent donc pas être ignorés. Des recherches doivent être entreprises pour combler les lacunes qui existent dans nos connaissances des

effets des herbicides et d'autres substances chimiques sur les symbioses fixatrices d'azote chez les plantes forestières supérieures.

En raison de la vitalité de certains aulnes, des mesures doivent être prises au moment de leur plantation dans des milieux mixtes pour les contenir. Newton (1978) constata que du trichloropyre, du 2-4-D amine et de l'acide cacodylique pouvaient être injectés pour éclaircir de jeunes peuplements d'aulnes dans l'ouest des États-Unis, et que l'aulne et les espèces associées pouvaient être contenus par l'application de 2,4,5-T avant l'éclatement des bourgeons. L'aulne, le noisetier (Croylus), Rubus parviflorus Nutt. et le cerisier (Prunus) peuvent l'être par des applications de 2,4-D + 2,4,5-T à la fin de l'été. La méthode coûteuse dite <<de débroussaillement et de brûlage>> a été utilisée dans l'ouest des États-Unis pour lutter contre l'aulne et d'autres arbustes, et consistait en un débroussaillement pendant l'été suivi d'un épandage d'herbicides systémiques. Un desséchant comme le dinoseb est appliqué sur les plantes vertes laissées sur place à la fin de juillet ou en août; dix jours après, on procède au brûlage du site.

Il faut noter que ces essais ont eu lieu aux États-Unis et que l'emploi de certains herbicides peut être interdit au Canada. Plusieurs herbicides peuvent être utilisés pour lutter contre l'aulne selon les critères suivants: dosage, moment de l'année, site et température.

9,6 Culture et inoculation des symbiotes fixateurs d'azote

Avant d'utiliser des plantes fixatrices d'azote, le forestier doit faire un choix: attendre que l'inoculation se fasse naturellement dans les contenants et les lignées de transplantation, ou utiliser du matériel artificiellement inoculé de micro-organismes fixateurs d'azote sélectionnés. La plupart des sols contiennent des souches de Frankia et de Rhizobium libres, et il y a de fortes chances que les plantes nodulent, peut-être assez rapidement. Malheureusement, Rhizobium et Frankia sont des organismes très variables et il est possible que des symbiotes inefficaces s'établissent. Il en est de même pour les mycorhizes qui fournissent du phosphore aux symbioses fixatrices d'azote. Si des souches microbiennes et fongiques supérieures sont disponibles, il est souhaitable d'inoculer ce matériel à la graine ou aux plants avant d'aller sur le terrain.

Dans le cas de Rhizobium, de nombreuses souches sont disponibles dans les centres agricoles partout dans le monde. Il y a une banque de souches de Frankia à l'Université Laval à Ste-Foy (Québec) qui sera décrite dans la Partie II du rapport. Il y a aussi des banques de mycorhizes dans de nombreuses universités et centres de recherches gouvernementaux.

Les méthodes de sélection, de culture, de conservation et d'inoculation de Frankia font partie de recherches contractuelles financées par ENFOR et seront décrites dans la Partie II du rapport. Les endo-ectomycorhizes ont fait l'objet d'une étude par Fortin et Carlisle (1983); le présent rapport ne concerne pas le symbiote de Rhizobium.

Il y a plusieurs années, les agronomes ont mis au point des méthodes de culture de Rhizobium et d'inoculation aux légumineuses de la bactérie fixatrice d'azote. Vincent (1970) a revu les techniques existantes dans le cadre

du Programme biologique mondial (PBM) et les paragraphes suivants s'appuient sur ce rapport:

On peut prélever les Rhizobium sur des nodules de légumineuses frais ou conservés au froid en évitant toutefois la contamination. Les bactéries sont cultivées dans des bouillons aseptiques contenant des extraits de levure et du mannitol ou l'équivalent, puis conservés à l'état sec ou sans forme lyophilisée ou conservées sur gélose en culture inclinée.

On peut inoculer le Rhizobium aux légumineuses en transférant les bactéries sur les graines avant l'ensemencement. On mélange les cultures en bouillon et sur gélose avec de la terre et de la tourbe, puis on les suspend dans l'eau avec de la gomme arabique neutre à 40 % comme agent adhésif. On mélange ensuite les graines et la bouillie, puis on les enrobe de carbonate de calcium pour protéger l'inoculum, puis on les ensemence tout de suite après avoir formé des pastilles. Il n'est pas recommandé de conserver les graines enrobées pendant de longues périodes.

La survie dans le sol des symbiotes microbiens sélectionnés n'est pas encore bien comprise. Chez les légumineuses, la survie des nodules infectés avec Rhizobium est brève, surtout si la légumineuse en question est une plante annuelle. Si la fixation de l'azote dans les nodules par le Rhizobium sélectionné est inhibée pour une raison ou pour une autre, c'est que les souches supérieures ont probablement été remplacées par des Rhizobium moins efficaces. Après la mort de la légumineuse, les nodules se décomposent et libèrent les Rhizobium dans le sol, où leur survie dépend de leur capacité à supporter la concurrence des micro-organismes libres (Fortin et Carlisle, 1983).

La situation est différente pour les arbres et les arbustes actinorhiziens pérennes comme Alnus et Myrica et leurs symbiotes Frankia. On connaît peu de choses sur la survie des souches Frankia sélectionnées, mais on sait que de nombreux nodules actinorhiziens sont pérennes, même <<ligneux>>, ce qui laisse supposer que l'endophyte sélectionné survit pendant plusieurs années, fournissant aux jeunes plants l'énergie nécessaire après la plantation (Fortin et Carlisle, 1983). Des recherches sur la persistance au champ des inoculums Frankia sélectionnés ont été entreprises à l'Université Laval dans le cadre du programme ENFOR.

9,7 Maladies et parasites des aulnes

Les aulnes sont susceptibles d'être attaqués par bon nombre d'insectes et de maladies, et certains ravageurs peuvent causer des dégâts importants. La livrée des forêts (Malacosoma disstria Hbn.) et la livrée de l'Ouest (Malacosoma californicum Packard.) sont deux défoliateurs lépidoptères dangereux (Sippell et Ewan, 1967) qui s'attaquent à plusieurs essences de feuillus y compris l'aulne (Gara et Jaeck, 1978) surtout dans l'est et l'ouest de l'Amérique du Nord où elles font des ravages (Condrashoff, 1957; Hildahl et Reeks, 1960; Gara et Jaeck, 1978). L'aulne rouge est un des hôtes favoris de M. californicum. Des invasions de ces chenilles se produisent tous les huit ans environ, et chaque attaque réduit jusqu'à 86 % la croissance des arbres pendant deux ans environ (Kulman, 1971; Wellington, 1957). Les livrées des forêts ont été combattues avec succès au Canada à l'aide de virus, de champignons pathogènes et de bactéries (Morris, 1969). Les insecticides bidrin et phosphamidon ont été appliqués avec succès pour lutter contre les

insectes aux États-Unis (Oliver, 1964). Les aulnes peuvent également être défoliés en quatre semaines à peine par des orchestres adultes larvaires comme la chrysomélide Altica ambiens (Lec.) (Keen, 1952).

Les tenthrèdes causent une grave défoliation de l'aulne dans l'est du Canada et en Colombie-Britannique (Borden et Dean, 1971). La tenthrède à dos rouge introduite Eriocampa avata L., peut se reproduire deux fois par année, et pourrait devenir un ravageur dangereux de l'aulne car elle semble résister aux agents biologiques. La tenthrède rayée de l'aulne qui a été introduite (Hemichroa crocea (Fourcroy)) se reproduit aussi deux fois par année et pourrait devenir un défoliateur dangereux (Gara et Jaeck, 1978).

Le scolyte de l'aulne (Alinphagus aspericollis (Lec.)) pourrait éventuellement constituer une menace pour les peuplements d'aulnes rouges si l'exploitation accrue de cette espèce provoque une accumulation de déchets d'abattage propice à la pullulation des scolytes. Afin d'éviter tout dommage causé par cet insecte, il faudra réduire la quantité de déchets produits pendant les opérations forestières. Les scolytes Gnathotrichus, Trypodendron et Xyleborus qui se nourrissent des grumes abattues et des déchets, pourraient réduire la valeur commerciale des grumes en les perçant ou en les décolorant, mais ne représentent pas un danger pour les arbres vivants (Gara et Jaeck, 1978).

Toute politique de gestion des aulnes devra tenir compte de ces ravageurs. Les livrées et les scolytes peuvent être contrôlés par des agents biologiques, des insecticides et de bonnes conditions d'exploitation forestière. Les tenthrèdes défoliatrices importées constitueront probablement les plus dangereux insectes ravageurs.

On possède peu de renseignements sur les maladies des aulnes qui ont des répercussions sur la gestion forestière. La croissance des aulnes a tendance à s'interrompre à 40 ans (Worthington, 1957), mais pas nécessairement à cause de pathogènes. On a dénombré environ 167 espèces de champignons qui croissent sur l'aulne rouge dans le nord-ouest de l'Amérique et au Canada, y compris un agent du chancre, une maladie des fleurs, des maladies des feuilles (taches), des blancs et une carie blanche du tronc. La carie du tronc par Fomes igniarius a causé des pertes de bois marchand, et Fomes annosus (Fr.) Cke. a également été signalé sur Alnus (Shaw, 1973). Hypoxylon fuscum Pers. ex. Fr. cause une carie blanche sur des aulnes morts ou moribonds, mais il ne s'agit pas, semble-t-il, d'un parasite dangereux (Driver, 1978; Rogers, 1968). Les maladies de l'aulne ont été étudiées dans le cadre du programme ENFOR à l'Université Laval.

Les aulnes semblent résister à la maladie des racines Poria weirii Murr. (Wallis, 1968) en raison des exsudats phénoliques et autres décrits précédemment dans le rapport. Il apparaît que dans les peuplements mixtes d'aulnes rouges et de Douglas taxifoliés, la présence de l'aulne et ses effets sur la teneur en nitrate du sol, le pH, les phénols et les micro-organismes du sol protègent le Douglas taxifolié contre les effets néfastes de ce pathogène des racines (Nelson et al., 1978).

9,8 Utilisation de l'aulne

Les aulnes arborescents ont l'avantage, en plus d'accroître la teneur en azote et en matière organique du sol, de produire de la fibre ligneuse pouvant être utilisée comme bois de chauffage, de placage et de pâte à papier. Smith (1978) a constaté qu'en raison du rendement élevé (26 à 30 tonnes ha^{-1} an^{-1}, bois séché au four) des peuplements de jeunes aulnes rouges (8 à 10 ans) et du pouvoir calorifique assez élevé de la fibre et de l'écorce (4,7 Kcal g^{-1}, bois séché au four), cet arbre offre d'excellentes perspectives comme bois de chauffage, mais son utilisation est restreinte par le manque de sols compatibles.

On ne possède aucune information sur l'utilisation possible de la fibre d'autres espèces d'aulnes au Canada, mais on suppose que malgré un pouvoir calorifique probablement égal à celui de l'aulne rouge, les rendements ne sont pas aussi spectaculaires. Néanmoins, la forme de la tige n'est pas un critère de sélection lorsque l'arbre est utilisé comme bois de chauffage, et les aulnes arbustifs vigoureux peuvent être employés à cette fin.

L'aulne rouge atteint des proportions convenables pour le bois d'oeuvre (par ex. un diamètre à hauteur de poitrine de 30 cm à l'âge de 40 ans) et a été utilisé pour fabriquer des meubles, des armoires, des panneaux et des palettes. Le bois a un grain fin et uniforme, une texture lisse et une agréable couleur jaune brûnatre pâle; on peut y planter des clous et le peindre, et il est peu sujet au fendillement. Toutefois, les grumes encore vertes pourrissent rapidement et doivent être séchées au four peu de temps après la coupe (Atterbury, 1978).

Bien que la pâte de l'aulne rouge soit moins résistante que celle des résineux, elle peut être mélangée à cette dernière. Elle peut être obtenue par le procédé kraft ou le procédé à base de sulfite, et la pâte chimique, qui est homogène et onctueuse, peut être utilisée en imprimerie et a des propriétés semblables à celles de la pâte du bouleau. Fraîchement coupées, les grumes sont faciles à écorcer lorsqu'elles sont droites, mais elles sont souvent tordues. Les copeaux doivent être utilisés peu de temps après le déchiquetage car ils brunissent rapidement et perdent de la résistance. En dépit de ces problèmes, l'aulne rouge est un bois de pâte recherché dans l'Ouest et semble bien adapté au déchiquetage par arbre entier (Hruitfiord, 1978).

L'aulne rouge est le seul à avoir été utilisé de façon importante par l'industrie au Canada et aux États-Unis. Des données supplémentaires doivent être recueillies sur la croissance, le pouvoir calorifique et la pâte d'autres aulnes arborescents et arbustifs afin de tirer avantage de la fibre lorsque l'aulne est utilisé pour améliorer le sol et la croissance des arbres.

9,9 Analyse coûts-avantages de la fixation biologique de l'azote en foresterie

Le forestier qui prévoit d'utiliser les symbioses fixatrices d'azote doit comparer les différentes solutions de rechange à sa portée. Il est prouvé que l'épandage d'engrais azotés, combinés ou non à d'autres engrais, stimule la croissance des principaux peuplements forestiers au Canada, aux États-Unis et ailleurs (Burgess, 1983). Par exemple, l'application d'urée à Picea mariana

sur une moraine de fond au Québec, à Pinus banksiana sur du loam silteux en Ontario, et à Pseudotsuga menziesii sur un loam sableux et granuleux en Colombie-Britannique a accéléré la croissance de toutes ces espèces (Weetman et al., 1980; Morrison et Foster, 1977; Otchere-Boateng et Ballard, 1978). Il existe de nombreux exemples d'une augmentation du rendement obtenue avec d'autres engrais dans les sols forestiers aux États-Unis (par ex. Wittwer et al., 1980; Ward et Bowersox, 1970; Van Cleve et Moore, 1978; Shoulders et Tiarks, 1980; Burgess, 1983), mais lorsque plusieurs engrais sont utilisés, il est difficile de connaître la cause exacte de l'accroissement du rendement.

Certains engrais ont des effets considérables sur les peuplements forestiers. Par exemple, en Nouvelle-Zélande, Mead et Gadgil (1978) ont constaté que l'application de 224 kg ha^{-1} d'engrais phosphoré à des Pinus radiata de 20 ans plantés sur des sols carencés en phosphore, avait entraîné une augmentation de croissance de 775 m^3 ha^{-1} en 24 ans. La réponse à l'épandage de 200 kg ha^{-1} d'arbres de la même espèce plantés sur un site voisin et âgés de 8 à 16 ans, a été de plus courte durée (8 ans) et de moindre importance (40 à 60 m^3 ha^{-1}). En Amérique du Nord, l'épandage d'engrais azotés seuls a entraîné des accroissements assez modestes, de 14 m^3 ha^{-1} pendant 5 ans chez Pinus taeda et de 14 à 56 m^3 ha^{-1} pendant 7 ans chez Pseudotsuga menziesii (Haines et al., 1976; Miller et Fight, 1979; Ballard, 1979). Lorsque l'azote est combiné au phosphore, l'augmentation de croissance est parfois plus importante (Ballard, 1979; Pritchett et Gooding, 1975).

Le forestier doit tenir compte de ces chiffres avant d'utiliser les symbioses fixatrices d'azote comme compléments aux engrais, et prévoir les coûts et la disponibilité des engrais. En principe, les engrais azotés se feront rares et coûteux parce que les coûts énergétiques devraient augmenter avec le temps et que la production d'engrais azotés fait intervenir la fixation industrielle de l'azote, laquelle consomme beaucoup d'énergie; de plus, il y a l'énergie nécessaire au transport et à l'épandage des engrais. La demande accrue d'engrais dans l'industrie agricole influe également sur le prix de ces engrais.

La production industrielle actuelle d'engrais azotés repose sur l'utilisation du gaz naturel (ressource non renouvelable) comme source d'énergie et comme agent réducteur de l'hydrogène gazeux (Rottink et al., 1979). L'approvisionnement en gaz naturel semble assuré à court terme, et le prix de l'ammoniac a baissé considérablement (Douglas, 1978) et tout indique qu'il y aura une hausse du prix de l'urée égale au taux de l'inflation. Certains chercheurs (par ex. Douglas, 1978) estiment que le coût des engrais azotés est particulièrement bas et dépasse à peine le coût du gaz naturel. À court terme, l'approvisionnement et le prix de l'azote combiné semblent assez prometteurs (Rottink et al., 1979), mais à long terme, la situation est moins belle.

Les engrais azotés présentent l'inconvénient de pouvoir s'échapper sous forme de gaz ou de lessivats. Des épandages d'urée sur la côte nord-ouest des États-Unis ont entraîné des pertes d'azote sous forme d'ammoniac de 10 à 25 % après l'uréolyse (Crane, 1972), et environ 50 % de l'azote appliqué sous forme de sulfate d'ammonium sur des déchets de pin ont été perdus (Mead et Pritchett, 1975). Néanmoins, Miller et Fight (1979) rapportent que l'application d'énergie forestière conduit à la récupération d'une énergie du bois sous une forme améliorée.

Les engrais azotés offrent l'avantage d'être faciles à utiliser, du moins en apparence. Toutefois, des analyses économiques de l'utilisation de ces engrais en foresterie, ont donné des résultats variables. Certains épandages sont économiques, d'autres pas. Beuter (1979) signale que le résultat final dépend de plusieurs facteurs combinés tels que l'espèce, le site, l'âge, le matériel relatif, le type d'engrais, le taux d'épandage, les rotations et le taux d'actualisation. De nombreuses analyses excellentes ont été produites (Miller et Fight, 1979; Keipi, 1972), mais il faut se garder de toute généralisation. Néanmoins, un programme de fertilisation bien conçu peut avoir des effets positifs, et si les effets nocifs potentiels des produits chimiques, la stimulation et la nitrification, les pertes de matière organique et la pollution de l'eau sont jugées acceptables, la fertilisation constitue la meilleure approche dans certains cas.

Les coûts et avantages de l'utilisation des symbioses fixatrices d'azote ne sont pas très évidents. Comme c'est le cas pour de nombreuses opérations forestières, il est assez facile d'évaluer les coûts, mais difficile d'estimer tous les avantages, notamment en dollars. Les coûts-avantages de ces symbioses se calculent par des analyses économiques classiques. Les valeurs sont estimées pour la durée de la rotation, puis actualisées pour obtenir le taux de rendement effectif (%) des investissements, le coût étant comparé à la valeur de la fibre supplémentaire produite. Cette méthode conduit à sous-estimer la valeur réelle des symbioses, car il est difficile de quantifier certains avantages secondaires comme l'accroissement de la matière organique et de l'azote du sol, l'augmentation de la capacité d'échange ionique et d'autres facteurs d'amélioration de la fertilité du sol.

L'étude faite par Atkinson et Hamilton (1978) sur les effets de l'implantation de l'aulne rouge dans des peuplements de Douglas taxifoliés est l'exemple d'une analyse coûts-avantages d'une symbiose fixatrice d'azote, qui porte sur les coûts en fonction du rendement accru en fibre. En 1928, on planta des Douglas taxifoliés dans le sud-est de l'État de Washington (États-Unis), à raison de 680 arbres acre^{-1} (1680 arbres ha^{-1}). Plus tard (1932), on planta sur certaines parcelles 1210 aulnes rouges acre^{-1} (2989 ha^{-1}); d'autres ne contenaient que de Douglas taxifolié. En 1975, l'examen des peuplements a révélé que les peuplements purs produisaient 2323 pi^3 acre^{-1} (160 m^3 ha^{-1}) comparativement à 2700 pi^3 acre^{-1} (190 m^3 ha^{-1}) de Douglas taxifolié plus 1940 pi^3 acre^{-1} (140 m^3 ha^{-1}) pour l'aulne, soit au total 4641 pi^3 acre^{-1} (320 m^3 ha^{-1}) sur les parcelles mixtes. Le volume moyen des Douglas taxifoliés dans les parcelles mixtes était de 14,1 pi^3 (0,4 m^3) comparativement à 7,7 pi^3 (0,2 m^3) dans les peuplements purs de Douglas taxifoliés. De toute évidence, l'aulne a accru considérablement le volume et le rendement des arbres par unité de surface.

Une expérience parallèle a été menée sur l'utilisation d'engrais azoté dans un peuplement pur de Douglas taxifoliés. La fertilisation a permis d'obtenir un rendement de 3100 pi^3 acre^{-1} (220 m^3 ha^{-1}), soit un rendement inférieur à celui obtenu dans les parcelles mixtes d'aulnes et de Douglas taxifoliés, mais supérieur à celui obtenu dans les peuplements purs non fertilisés. L'arbre moyen comprenait 10,3 pi^3 (0,3 m^3) de bois de fût. Malgré le haut rendement de l'aulne, le coût de l'implantation de 1210 aulnes à l'acre (2989 aulnes ha^{-1}) fut élevé, et l'application d'engrais fut légèrement plus rentable. Néanmoins, il est probablement exagéré d'implanter 1210 aulnes acre^{-1} (2989 aulnes ha^{-1}), et l'utilisation d'un moins grand nombre d'aulnes

serait plus rentable à condition que l'apport en azote soit suffisant. Miller et Murray (1978) ont conclu, sur la base d'études faites sur le même site, qu'il suffisait de planter 20 à 40 aulnes rouges uniformément distribués à l'acre (49 à 98 aulnes ha^{-1}). Ces auteurs concluent dans un autre ouvrage (Miller et Murray, 1979) que l'implantation de l'aulne rouge dans certains peuplements de Douglas taxifoliés est rentable, des points de vue économique et sylvicole.

Beuter (1979) a étudié le prix futur des engrais, les effets reconnus des symbioses fixatrices d'azote et les aspects économiques de l'utilisation des aulnes dans la perspective de la loi de l'entropie. Il conclut que les symbioses fixatrices d'azote et non les engrais artificiels produiront des gains à long terme.

L'utilisation en sylviculture des symbioses fixatrices d'azote ajoute une certaine complexité et doit donc être gérée et contrôlée avec soin. Le système le plus simple (et qui copie les systèmes agricoles) consiste à alterner les légumineuses ou les plantes actinorhiziennes et les peuplements à rotation rapide (moins de cinq ans) de peupliers, de saules (Salix spp.) et de sycomores. Les arbres peuvent être coupés, les plantes symbiotiques introduites puis éliminées, soit par la fermeture du couvert forestier, soit par des herbicides. En milieu forestier, toutefois, la gestion des symbioses est plus complexe que cela.

Par ailleurs, les symbioses fixatrices d'azote font appel à une technique bénigne et à l'action prolongée, qui fait intervenir l'énergie solaire plutôt que les combustibles fossiles non renouvelables, et elles comportent de nombreux avantages secondaires dont celui de fournir de la matière organique et peut-être de la fibre. Le forestier devra choisir la méthode appropriée d'amendement des sols en tenant compte de ces facteurs.

10,0 CONCLUSIONS

1) L'intensification de la gestion et de l'exploitation forestières accroît la pression d'exploitation des sols forestiers peu fertiles et dans certains cas, réduit les teneurs en azote et en matière organique du sol. Les forestiers devront améliorer la gestion des sols et des arbres pour maintenir la productivité du site.

2) Les engrais azotés sont faciles d'emploi et entraînent souvent des hausses importantes du rendement au Canada, mais ils ne règlent pas le problème de la perte de matière organique et peuvent même l'aggraver en stimulant la nitrification.

3) À court terme, on ne prévoit pas d'accroissement du coût des engrais azotés supérieur au taux de l'inflation, en raison de l'abondance des réserves de gaz naturel, qui constitue la principale source d'énergie. Toutefois, la production d'engrais azotés requiert des quantités considérables d'énergie et de gaz naturel; comme source d'énergie celui-ci est une ressource non renouvelable. À plus long terme, on prévoit une hausse substantielle du prix des engrais.

4) Il est hautement souhaitable de mettre au point des méthodes biologiques d'amendement du sol qui sont inoffensives et rentables pour compléter la fertilisation des forêts. Ceci vaut particulièrement pour l'azote, car les engrais azotés coûtent cher et peuvent nuire aux micro-organismes du sol qui interviennent dans les processus de minéralisation et de nitrification.

5) Les symbioses fixatrices d'azote de Rhizobium et de légumineuses, et de Frankia et de non-légumineuses ont un potentiel élevé pour l'amendement des sols forestiers. Dans les régions tempérées, elles peuvent fixer jusqu'à 300 kg N ha^{-1} an^{-1}, ce qui est amplement suffisant pour compenser les pertes d'azote dues à une gestion et une exploitation intensives. Elles ont également le pouvoir d'accroître la teneur en matière organique du sol, et semblent réduire les risques d'infection des arbres associés par certains pathogènes des racines.

6) Les organismes fixateurs d'azote vivant à l'état libre dans le sol apportent peu d'azote combiné au milieu forestier (moins de 5 kg ha^{-1} an^{-1}). Toutefois, on constate parfois un gain appréciable et inexpliqué d'azote dans les sols forestiers, ce qui peut être dû à une fixation non symbiotique de l'azote par les bactéries présentes à l'état libre et à l'état mutualiste dans les rhizosphères des plantes supérieures. Cet apport d'azote combiné dans les sols forestiers pourrait être plus important qu'il n'est généralement admis. C'est une question à examiner.

7) Bien que les légumineuses puissent être utilisées à découvert ou sous un couvert forestier ouvert et qu'elles conviennent bien aux systèmes de rotation rapide utilisant des peupliers, il demeure que les non-légumineuses actinorhiziennes comme Alnus, Comptonia et Myrica offrent d'excellentes perspectives en foresterie au Canada. Les aulnes présentent l'avantage de produire de la fibre ligneuse.

8) Au Canada, les aulnes comprennent l'espèce à croissance rapide Alnus rubra, et les espèces arbustives Alnus crispa et A. rugosa. Les espèces eurasiennes Alnus incana et A. glutinosa croissent bien dans certaines parties du Canada, et de nombreuses espèces asiatiques n'ont pas encore été testées. On connaît mal les populations tellement variables d'aulnes du Canada et des analyses devraient être faites pour bénéficier de ce vaste fonds génétique.

9) La sélection et l'amélioration génétiques de l'aulne offrent d'excellentes possibilités au Canada. Les aulnes sont connus pour leur hybridation et il est peut-être possible de combiner A. rubra, A. incana et A. glutinosa dont les tiges sont bien formées, et A. rugosa et A. crispa qui sont des espèces arbustives résistantes. On pourrait également exploiter la polyploïdie du genre Alnus.

10) Dans la documentation, il y a de nombreux exemples d'accroissement des teneurs en azote et en matière organique des sols forestiers et d'augmentation de la croissance des essences forestières associées (jusqu'à 70 %) par les aulnes et d'autres non-légumineuses actinorhiziennes. Néanmoins, il y a un besoin pressant de mener des expériences bien conçues avec des plantes fixatrices d'azote sur une variété de sites pour montrer les effets obtenus.

11) Il faut mettre au point des traitements basés sur l'utilisation des symbioses actinorhiziennes et à Rhizobium tenant compte de l'auto-écologie des plantes-hôtes et des symbiotes microbiens.

12) L'écologie de Rhizobium et des légumineuses-hôtes est bien connue contrairement à celle de Frankia et des non-légumineuses-hôtes. Des recherches doivent être entreprises afin de combler cette lacune. Il existe déjà des techniques d'inoculation des bactéries.

13) Les aulnes offrent beaucoup d'avantages. Ils produisent du bois d'oeuvre (par ex. l'aulne rouge) et ils sont attaqués par des ravageurs qui, sauf pour la tenthrède introduite, peuvent facilement être éliminés par des agents chimiques ou biologiques.

14) L'utilisation de l'aulne, qui produit de la fibre et améliore le sol, peut être plus rentable que l'épandage d'engrais, mais en raison des coûts élevés de l'implantation des aulnes, il faut veiller à n'utiliser que le nombre nécessaire pour obtenir les résultats souhaités. Des recherches doivent être faites pour résoudre ce problème.

15) La fixation de l'azote par les bactéries diazotrophes fait intervenir des populations différentes d'organismes du sol et il est nécessaire de bien comprendre toutes les interactions. Des recherches devraient être faites pour déterminer le rôle des mycorhizes dans l'apport de phosphore pour les symbioses et dans le transport de l'azote fixé par les symbioses jusqu'à d'autres plantes de l'écosystème.

16) Les symbioses fixatrices d'azote peuvent être utilisées en gestion forestière comme complément à la fertilisation plutôt que comme substitut. Les forestiers qui comptent les utiliser devront modifier les méthodes de fertilisation afin de tenir compte des besoins élémentaires du peuplement

forestier principal, de la plante-hôte et des symbiotes bactériens. Le molybdène, le magnésium et le phosphore étant essentiels à la combinaison de l'azote et de l'hydrogène par la nitrogénase, il faudra en faire l'épandage en cas de carences du sol.

17) La fixation de l'azote est réalisée dans de nombreuses niches des écosystèmes forestiers, y compris le sol, la rhizosphère, les racines des plantes, les lichens, les feuilles des arbres, les grumes en décomposition, les intestins des insectes et dans la panse de certains mammifères. Toutefois, on connaît mal la contribution nette au bilan de l'azote.

18) Les symbioses fixtrices d'azote peuvent être importantes en foresterie car elles réduisent les besoins en engrais azotés coûteux et à fort contenu énergétique, et améliorent la matière organique du sol. Pour ces raisons, elles méritent une attention particulière.

11,0 BIBLIOGRAPHIE

Adams, R.S., Jr.; Stevenson, F.J. 1964. Ammonium sorption and release from rocks and minerals. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 28: 345-351.

Akkermans, A.D.L.; Houwers, A. 1979. Symbiotic nitrogen-fixers available for use in temperate forestry. Pages 23-35 in J.C. Gordon, et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oreg. State U., Corvallis, Oreg.

Alban, D.H. 1979. Species influence on nutrients in vegetation and soils. Pages 152-171 in Proc. Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. College of Environ. Sci. and For., Syracuse, N.Y.

Alban, D.H.; Perala, D.A.; Schlaegel, B.E. 1978. Biomass and nutrient distribution in aspen, pine, and spruce stands on the same soil type in Minnesota. Can. J. Forest Res. 8: 290-299.

Allen, E.K. et al. 1964. Pages 54-63 in Proc. 14th Alaskan Sci. Conf., Anchorage, Alaska. (Quoted in Ek-Jander and Fahraeus 1971).

Atkinson, W.A.; Hamilton, W.I. 1978. The value of red alder as a source of nitrogen in Douglas fir/alder mixed stands. Pages 337-352 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Atterbury, T. 1978. Alder characteristics as they affect utilization. Pages 71-82 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Bagyaraj, D.J.; Rangaswami, G. 1972. Studies on the rhizosphere microflora of Eleusine coracana under the influence of foliar chemical sprays. Madras Agric. J. 59: 517-540.

Ballard, R. 1979. Use of fertilizers to maintain productivity of intensively managed plantations. Pages 321-342 in Proc. Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. College of Environ. Sci. and For., SUNY, Syracuse, N.Y.

Benston, C.W. 1979. Forest fertilization in the United States: Progress and outlook. J. For. 77: 222-229.

Bergerson, F.J. ed. 1980. Methods for evaluating biological nitrogen fixation. John Wiley and Sons, New York, N.Y. 702 p.

Beuter, J.H. 1979. Forest fertilization and the economics of perpetual motion machines. Pages 4-13 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oreg. State U., Corvallis, Oreg.

Bollen, W.B.; Lu, K.C. 1968. Nitrogen transformation in soils beneath red alder and conifers. Pages 141-148 in Trappe, J.M. et al. eds. Biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Binkley, D. 1981. Nodule biomass and acetylene reduction rates of red alder and Sitka alder on Vancouver Island, B.C. Can. J. Forest Res., 11: 281-286.

Bond, G. 1976. The results of the IBP survey of root nodule formation in non-leguminous angiosperms. Pages 443-474 in Nutman, P.S. ed. Symbiotic nitrogen fixation. IBP No. 7. Cambridge U. Press.

Bond, G. 1977. Pages xvii-xxiii in Newton, W. et al. eds. Recent developments in nitrogen fixation. Acad. Press, London.

Borden, J.H.; Dean, W.F. 1971. Observations on Eriocampa ovata L. infesting red alder in southwestern British Columbia. J. Ent. Soc. Brit. Col. 68: 26-28.

Bormann, F.H.; Likens, G.E.; Fisher, D.W.; Pierce, R.S. 1968. Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem. Science 159: 882-884.

Bornebusch, D. 1930. Forstl. Forsoegsvaes. Dan. II. I (Quoted in Russell, 1958).

Briggs, D.G.; Bell, D.S.; Atkinson, W.A. eds. 1978. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg. 379 p.

Brown, C.L. 1981. Application of tissue culture technology to production of woody biomass. Int. Energy Agency (IEA). Report from Planning Group B. NE 1981: 18. 33 p.

Burgess, D. 1983. The role of chemical fertilizers in intensive forestry. Int. Energy Agency Rep. JAB 18. Planning Group 'B' - Growth and production. Natl. Swedish Board for Energy Source Devel., Stockholm. 53 p.

Burns, R.C.; Hardy, R.W. 1975. Nitrogen fixtion in bacteria and in higher plants. Springer-Verlag, New York, N.Y. 189 p.

Campbell, C.A.; Paul, E.A.; McGill, W.B. 1976. Effect of cultivation and cropping on amounts and forms of soil nitrogen. Pages 7-101 in Proc. West. Canada Nitrogen symposium. Calgary, Alta.

Carlisle, A. 1980. Forest exploitation and environmental objectives. 11th Commonwealth Forestry Congress, Trinidad, 1980. 39 p.

Carlisle, A.; Methven, I.R. 1979. The environmental consequences of intensive forestry and the removal of whole trees. Pages 108-120 in Biological and sociological basis for a rational use of forest resources for energy and organics. Proc. MAB Internat. Wkshp., Michigan State U., May, 1979.

Chang, P.C.; Knowles, R. 1965. Non-symbiotic nitrogen fixation in some Quebec soils. Can. J. Microbiol. 11: 29-38.

Chatarpaul, L.; Carlisle, A. 1983. Nitrogen fixation: A biotechnological opportunity for Canadian forestry. For. Chron. 59: 249-259.

Chiba, S. 1962. Studies on the breeding of Betula and Alnus species; I. On the differences of morphological characters and chromosome numbers between Alnus hirsuta and A. inokumae. J. Jap. Forest Soc. 44: 237-243.

Chiba, S. 1966. Studies on tree improvement by means of artificial hybridization and polyploidy in Alnus and Populus species. Bull. Oji Inst. Forest Tree Improvement No. 1, Aji Paper Co., Ltd., Japan. 165 p. (Quoted in Hall and Maynard, 1979).

Clapham, A.R.; Tutin, T.G.; Warburg, E.F. 1952. Pages 729-730 in Flora of the British Isles. Cambridge U. Press.

Clarkson, R.B. 1960. Notes on the distribution of Alnus crispa in eastern North America. Castanea 25: 83-86.

Cole, B.W.; Gessel, S.P.; Dice, S.F. 1967. Distribution and cycling of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium in a second-growth Douglas fir ecosystem. Pages 197-232 in Proc. AAAS 13th Annual meetg., Dec. 1967. New York.

Cole, D.W.; Gessel, S.P.; Turner, J. 1978. Comparative mineral cycling in red alder and Douglas fir. Pages 327-336 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Condrashoff, S.F. 1957. A history of recent forest tent caterpillar infestations in the interior of British Columbia. Proc. Ent. Soc. B.C. 54: 21-23.

Corke, C.T.; Chase, F.E. 1964. Comparative studies of actinomycete populations in acid podzolic and neutral mull forest soils. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 28: 68-70.

Cornaby, B.W.; Waide, J.B. 1973. Nitrogen fixation in a decaying chestnut logs. Plant and Soil 39: 445-448.

Crane, W.J.B. 1972. Urea nitrogen transformations, soil reactions and elemental movements via leaching and volatilization in a coniferous forest ecosystem following fertilization. Ph.D. Thesis. U. of Washington, Seattle, Wash. 250 p.

Crawford, D.L. 1978. Lignocellulose decomposition by selected Streptomyces strains. Appl. Environ. Microbiol. 35: 1041-1045.

Da Silva, E.J.; Henriksson, L.E.; Henriksson, E. 1973. Effects of pesticides on asymbiotic and symbiotic nitrogen-fixing blue-green algae. Abstract in 4th Int. Conf. Global Impacts Appl. Microbiol. Sao Paulo, Brazil. 14: 3.

Davidson, A.G.; Prentice, R.M. 1967. Important forest insects and diseases of mutual concern to Canada, the United States and Mexico. Govt. of Canada, Dept. of For. and Rural Dev. 248 p.

Davis, C.H.; Blouin, G.M. 1977. Pages 315-331 in Lockeretz, W. ed. Energy consumption in the U.S.: Chemical fertilizer from the ground to the ground in Agriculture and Energy. Academic Press Inc., New York: 315-331.

De Bell, D.S.; Radwan, M.A. 1979. Growth and nitrogen relations of coppiced black cottonwood and red alder in pure and mixed plantations. Pages S97-S101 in Symbiotic nitrogen fixation in actinomycete-nodulated plants. Bot. Gaz. (Supplement). March, 1979.

De Bell, D.S.; Wilson, B.C. 1978. Natural variation in red alder. Pages 193-208 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Stn., Portland, Oreg.

Douglas, J. 1978. The ammonia dilemma. Fertilizer Progress. Sept.-Oct.: 18-20, 22, 24, 28, 46.

Driver, C.H. 1978. Red alder management and diseases. Pages 271-272 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Ek, A.R.; Dawson, D.H. 1976. Actual and projected growth and yields of Populus "tristis No. 1" under intensive culture. Can. J. Forest Res. 6: 132-144.

Ek-Jander, J.; Fahraeus, G. 1971. Adaptation of Rhizobium to subarctic environment in Scandinavia. Plant and Soil Special Volume: 129-137.

Fessenden, R.J. 1979. Use of actinorhizal plants for land reclamation and amenity planting in the USA and Canada. Pages 403-419 in Gordon, J.C. et al. eds. Proc. Wkshp. on symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Oreg. State U., Corvallis, Oreg.

Fletcher, W.W.; Kirkwood, R.C.; Smith, D. 1979. Investigations on the effects of certain herbicides on the growth of selected species of micro-algae. Page 855 in Pochon, J.; Voets, J.P. eds. Action des pesticides et herbicides sur la microflore et la faunule du sol. Biodegradation tellurique de leurs molécules. Colloq. Internat., Gand. Meded. Facult. Landbouwwet, Gent. 35.

Fortin, J.A. 1981. Uses of nitrogen fixation and other root symbioses for biomass production. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., ENFOR Report P-78 (1979-80). 33 p.

Fortin, J.A. 1982. Uses of nitrogen fixation and other root symbioses for biomass production. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., ENFOR Report P-198 (1981-82). 90 p.

Fortin, J.A.; Carlisle, A. 1983. The use of root symbioses in intensive forestry. Report, International Energy Agency. 130 p.

Fortin, J.A.; Lavallée, R.; Piché, Y. 1979. Forest utilization for energy and the role of nitrogen fixation: a literature review. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., ENFOR Report P-9 (1978-79). 166 p.

Franklin, J.F.; Dryness, C.T.; Moore, D.G.; Tarrant, R.F. 1968. Chemical soil properties under coastal Oregon stands of alder and conifers. Pages 157-172 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

French, J.R.J. 1980. Impoverished environments. In Broughton, W.J. ed. Ecology of nitrogen fixation.

French, J.R.J.; Turner, G.L.; Bradbury, J.F. 1976. Nitrogen fixation by bacteria from the hindgut of insects. J. Gen. Microbiol. 95: 202-206.

Funk, D.T.; Schlesinger, R.C.; Ponder, F. 1979. Autumn olive as a nurse crop for black walnut. Pages S110-S114 in Torrey, J.G.; Tjepkema, J.D. eds. Symbiotic nitrogen fixation in actinomycete-nodulated plants. Bot. Gaz. 140 (Supplement).

Furlow, J.J. 1974. A systematic study of the American species of Alnus (Betulaceae). Ph.D. Thesis. Michigan State U., Lansing, Mich. 503 p.

Furlow, J.J. 1979a. The systematics of the American species of Alnus (Betulaceae). Part I. Rhodora 81: 1-21.

Furlow, J.J. 1979b. The systematics of the American species of Alnus (Betulaceae). Part II. Rhodora 81: 515-248.

Gadgil, R.C.; Gadgil, P.D. 1975. Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of Pinus radiata. N.Z. J. Forest Sci. 5(1): 33-41.

Gara, R.I.; Jaeck, L.L. 1978. Insect pests of red alder: potential problems. Pages 265-269 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilisation and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Gibson, A.H. 1967. Australian J. Biol. Sci. 20: 1087-1104 (Quoted in Gibson 1971).

Gibson, A.H. 1971. Factors in the physical and biological environment affecting nodulation and nitrogen fixation by legumes. Plant and Soil Special Volume: 139-152.

Gordon, J.C. 1978. Biological components of alder yield improvement. Pages 321-326 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Gram, K.; Larsen, C.M.; Larsen, C.S.; Westergaard, M. 1941. Pages 44-58 in Contributions to the cytogenetics of forest trees. II. Alnus studies. Yearbk., Royal Vet. Agric. College, Denmark.

Granhall, U.; Lindberg, T. 1978. Nitrogen fixation in some coniferous forest ecosystems. Pages 178-192 in Environmental role of nitrogen-fixing blue-green algae and asymbiotic bacteria. Ecol. Bull. (Stockholm) 26.

Greaves, M.P.; Davies, H.A.; Marsh, J.A.P.; Wingfield, G.I. 1976. Herbicides and soil microorganisms. CRC Critical Reviews in Microbiology: 1-38.

Grier, C.C.; Vogt, K.A.; Keyes, M.R.; Edmonds, R.L. 1981. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature Abies amabilis zone ecosystems of the Washington Cascades. Can. J. Forest Res. 11: 155-167.

Grobbelaar, N.; Clarke, B.; Hough, M.C. 1971. The nodulation and nitrogen fixation of isolated roots of Phaseolus vulgaris L. Plant and Soil Special Volume: 203-224.

Hagman, M. 1970. Observations on the incompatibility in Alnus. Proc. IUFRO Sec. 22. Work. Group. Meetg. on sexual reproduction in forest trees, Varparanta, Finland. 1(10): 1-19.

Hagman, M. 1975. Incompatibility in forest trees. Proc. Royal Soc. Lond. (B). 188: 313-326.

Haines, L.W.; Haines, S.G.; Allen, V.H., Jr. 1976. Fertilizing established loblolly pine stands. Pages 56-67 in Balmer, W.E. ed. Proc. Sixth South Forest Soils Wkshp. USDA Forest Serv., Southeast Area, State and Private Forests, Charleston, S.C.

Haines, S.G.; De Bell, D.S. 1979. Use of nitrogen-fixing plants to improve and maintain productivity of forest soils. Pages 279-303 in Proc. Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. State U. of New York, College of Envir. Sci., School of For., SUNY, Syracuse, N.Y.

Haines, S.G.; Haines, L.W.; White, G. 1978. Leguminous plants increase sycamore growth in northern Alabama. Soil Sci. Soc. Am. J. 42: 130-132.

Hall, R.B.; Maynard, C.A. 1979. Considerations in the genetic improvement of alder. Pages 322-344 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Handley, W.R.C. 1961. Further evidence of the importance of residual leaf protein complexes in litter decomposition and the supply of nitrogen for plant growth. Plant and Soil 15: 37-73.

Hansen, E.A.; Baker, J.B. 1979. Biomass and nutrient removal in short rotation intensively cultured plantations. Pages 130-151 in Proc. Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. College of Envir. Sci. and For., SUNY, Syracuse, N.Y.

Harrington, C.A.; McElroy, J.P.; De Bell, D.S. 1981. Red alder. Western Wildlands Winter Issue: 19-21.

Helsey, R.M.; Delwiche, C.C.; Virginia, R.A.; Wrona, A.F.; Bryan, B.A. 1980. A new nitrogen-fixing non-legume: Chamaebatia foliolosa (Rosaceae). Am. J. Bot. 67: 429-431.

Hendrickson, O.; Robinson, J.B.; Chatarpaul, L. 1982. The microbiology of forest soils -- a literature review. Environ. Can., Can. For. Serv., Petawawa Nat. For. Inst., Inf. Rep. PI-X-19. 75 p.

Henriksson, E. 1971. Algal nitrogen fixation in temperate regions. Plant and Soil Special Volume: 415-419.

Henry, D.G. 1973. Foliar nutrient concentrations of some Minnesota forest species. Minnesota For. Res. Notes. 241. 4 p.

Hildahl, V.; Reeks, W.A. 1960. Outbreaks of the forest tent caterpillar, Melacosoma disstria Hon., and their effects on stands of trembling aspen in Manitoba and Saskatchewan. Can. Ent. 92(3): 199-209.

Holding, A.J.; Lowe, J.F. 1971. Some effects of acidity and heavy metals on the Rhizobium-leguminous plant association. Plant and Soil Special Volume: 153-166.

Hruitfiord, B.F. 1978. Red alder as a pulp and paper species. Pages 135-138 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Hynes, R.K.; Knowles, R. 1980. Denitrification, nitrogen fixation and nitrification in continuous flow laboratory soil columns. Can. J. Soil Sci. 60: 355-363.

Jensen, H.L. 1928. Actinomyces acidophilus n.sp., a group of actinomycetes isolated from soil. Soil Sci. 25: 225-235.

Johnson, F.D. 1968a. Taxonomy and distribution of northwestern alders. Pages 9-22 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oregon.

Johnson, F.D. 1968b. Disjunct populations of red alder in Idaho. Pages 1-8 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Johnsson, H. 1951. C and C generations in Alnus glutinosa. Hereditas 36: 205-219.

Jones, K. 1976. Nitrogen-fixing bacteria in the canopy of conifers in a temperate forest. Pages 451-463 in Dickinson, C.H.; Preece, T.R. eds. Microbiology of aerial plant surfaces, Academic Press, N.Y.

Kalle, K. 1943. Der Stoffhaushalt des Meeres. Leipzig. 52 p.

Keen, F.P. 1952. Insect enemies of western forests. USDA Publ. 273. U.S. Govt. Print. Off., Washington, D.C. 280 p.

Keipi, K. 1972. The concept of forest fertilization in Norway, Sweden, and Finland. Finnish Forest Res. Instit., Helsinki. Folia Forestalia 152. 38 p.

Kenady, R.M. 1978. Regeneration of red alder. Pages 183-192 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Range and Forest Expt. Stn., Portland, Oreg.

Kimmins, J.P.; Scoullar, K.A.; Feller, M.C. 1980. FORCYTE -- A computer simulation approach to evaluating the effect of whole tree harvesting on nutrient budgets and future forest productivity. Can. Dep. Environ. Mimeo. Report. Unpubl. 25 p.

Kirkwood, R.C.; Fletcher, W.W. 1970. Factors influencing the herbicidal efficiency of MCPA and MCPB in three species of micro-algae. Weed Res. 10: 3.

Knowles, R. 1965. The significance of non-symbiotic nitrogen fixation. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 29. 223 p.

Knowles, R. 1982. Denitrification. Microbiological Rev. 46(1): 43-70.

Knowlton, S.; Berry, A.; Torrey, J.G. 1979. The role of rhizosphere micro-organisms in nodule formation in Alnus rubra Bong. Pages 478-479 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Konkles, W.W. 1973. Nitrogen accumulation in the environment. Span 16: 112-114.

Kulman, H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Ann. Rev. Ent. 16: 289-324.

Lacey, J. 1973. Actinomycetes in soils, composts, and fodders. In Sykes, G.; Skinner, F.A. eds. Actinomycetes: characteristics and practical importance. Academic Press, London.

Lalonde, M.; Calvert, H. 1979. Production of Frankia hyphae and spores as an effective inoculant for Alnus species. Pages 95-122 in Gordon, J.C. et al. eds. 1979. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Larson, M.M.; Schwarz, E.L. 1980. Allelopathic inhibition of black locust, red clover, and black alder by six common herbaceous species. Forest Sci. 26(3): 511-520.

Lie, T.A. 1971. Symbiotic nitrogen fixation under stress conditions. Plant and Soil Special Volume: 117-127.

Lie, T.A. 1974. Environmental effects on nodulation and nitrogen fixation. Pages 555-582 in Quispel, A. ed. The biology of nitrogen fixation. N. Holland Publ. Co., Amsterdam.

Ljunger, A. 1959. Al och alförädling. Skogen 46: 115-117 (Quoted in Stettler 1978).

Lowe, R.H.; Evans, H.J. 1962. Soil Sci. 94: 351-356 (Quoted in Grobbelaar et al. 1971).

Lu, K.C.; Chen, C.S.; Bollen, W.B. 1968. Comparison of microbial populations between red alder and conifer soils. Pages 173-178 in J.M. Trappe et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Mayer, R.; Ulrich, B. 1974. Conclusions on the filtering actions of forests from ecosystem analysis. Oecol. Plant. 9: 157-168.

McNabb, D.H.; Geist, J.M.; Youngberg, C.T. 1979. Nitrogen fixation by Ceanothus velutinus in northeast Oregon. Pages 481-482 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

McVean, D.N. 1953a. Alnus, Mill. Biological flora of the British Isles. J. Ecol: 447-466.

McVean, D.N. 1953b. Regional variation of Alnus glutinosa (L.) Gaertn. in Britain. Watsonia 3: 26-32.

McVean, D.N. 1955. Ecology of Alnus glutinosa (L.) Gaertn. II. Seed distribution and germination. J. Ecol. 43: 61-71.

McVean, D.N. 1956a. Ecology of Alnus glutinosa (L.) Gaertn. III. Seedling establishment. J. Ecol. 44: 195-218.

McVean, D.N. 1956b. Ecology of Alnus glutinosa (L.) Gaertn. IV. Root system. J. Ecol. 44: 219-225.

Mead, D.J.; Gadgil, R.L. 1978. Fertilizer use in established radiata pine stands in New Zealand. N.Z.J. For. Sci. 8: 105-134.

Mead, D.J.; Pritchett, W.L. 1975. Fertilizer movements in a slash pine ecosystem: II. N distribution after two growing seasons. Plant and Soil 43: 467-478.

Millar, C. 1977. The pollen-pistil interaction in four alder species after selfing and crossing. Senior Hons. Thesis, College of Forest Resources, U. of Washington, Seattle (Quoted in Stettler 1978).

Miller, H.G. 1979. The nutrient budgets of even-aged forests. Pages 221-256 in Ford, E.D. et al. eds. The ecology of even-aged forest plantations. Proc. Meetg. Div. 1. IUFRO, Edinburgh, Sept. 1978.

Miller, H.G. 1982. Nutrient cycling in alder. In Silvicultural implications in intensively managed plantations. Int. Energy Agency (IEA) Planning Group B. JAB-21, Nutrient Cycling. 54 p.

Miller, H.G.; Cooper, J.M.; Miller, J.D. 1976. Effect of nitrogen supply on nutrients in litterfall and crown leaching in a stand of Corsican pine. J. Appl. Ecol. 13: 233-248.

Miller, R.E.; Fight, R.V. 1979. Fertilizing Douglas fir forest. USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-83 (Quoted in Ballard 1979).

Miller, R.E.; Murray, M.D. 1978. The effects of alder on the growth of Douglas fir. Pages 283-306 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Miller, R.E.; Murray, M.D. 1979. Fertilizer versus red alder for adding nitrogen to Douglas-fir forests of the Pacific Northwest. Pages 356-373 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Monaco, P.A.; Ching, T.M.; Ching, K.K. 1978. Rooting of Alnus rubra cuttings. Technical Paper, Oreg. Agric. Expt. Stn., Oreg. State U., Corvallis, Oreg. 3 p. (Quoted in Tree Planters Notes 22 and in J.C. Gordon et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg. 482.)

Morris, D.N. 1969. Susceptibility of several forest insects of British Columbia to commercially produced Bacillus thuringiensis II. Laboratory and field pathogenicity tests. J. Invert. Pathol. 13(2): 285-295.

Morrison, I.K.; Foster, N.W. 1977. Fate of urea fertilizer added to a boreal forest Pinus banksiana Lamb. Soil Sci. Soc. Am. J. 44: 441-448.

Mulder, E.G.; Van Veen, W.L. 1960. Plant and Soil 13: 265-278 (Quoted in Grobbelaar et al. 1971).

Murai, S. 1964. Phytotaxonomical and geobotanical studies on the genus Alnus in Japan. III. Taxonomy of whole world species and distribution of each sect. Govt. Forest Expt. Stn. Bull. (Japan) 171: 1-107 (Quoted in Stettler 1978).

National Academy of Science. 1977. Tropical legumes: resources for the future. Nat. Acad. Sci., Washington, D.C. 331 p.

Nelson, E.E.; Hanson, E.M.; Li, C.Y.; Trappe, J.M. 1978. The role of red alder in reducing losses from laminated root rot. Pages 273-282 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Newton, M. 1978. Herbicides in alder management and control. Pages 223-230 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Nicholson, P.B.; Bocock, K.L.; Heal, O.W. 1966. Studies on the decomposition of the fecal pellets of a millipede (Glomeris marginala (Villers)). J. Ecol. 54: 755-766.

Nommik, H. 1970. Non-exchangable binding of ammonium and amino nitrogen by Norway spruce raw humus. Plant and Soil 33: 581-595.

Normand, P.; Lalonde, M.; Fortin, J.A.; Chatarpaul, L. 1983. Isolation, characterization, and evaluation of Frankia strains. Environ. Can. Can. For. Serv., Petawawa Natl. For. Inst., Inf. Rep.

Nutman, P.S. 1976. IBP field experiments on nitrogen fixation by nodulated legumes. Pages 211-238 in Symbiotic nitrogen fixation in plants. IBP No. 7. Cambridge U. Press.

Oliver, A.D. 1964. Control studies of the forest tent caterpillar Malacosoma disstria Hon., a periodic defoliator of forest trees in Ontario. Can. Ent. 94(4): 408-416.

Otchere-Boateng, J.; Ballard, T.M. 1978. Urea fertilizer effects on dissolved nutrient concentrations in some forest soils. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 42: 502-508.

Park, J.Y. 1970. Can. J. Microbiol. 16: 790-800.

Parkinson, D.; Visser, S.; Whittaker, J.B. 1979. Effects of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. Soil Biol. Biochem. 11: 529-535.

Perinet, P.; Lalonde, M. 1983. In vitro propagation and nodulation of the actinorrhizal host plant Alnus glutinosa (L.) Gaert. Plant Sci. (in press).

Porsild, M.P. 1930. Dansk. Botan. Ark. 6: 1-7 (quoted in Ek-Jander and Fahreus 1971).

Postgate, J. 1978. Nitrogen fixation. Institute of Biology: Studies in biology 92. Edward Arnold. 68 p.

Pritchett, W.L.; Godding, J.W. 1975. Fertilizer recommendations for pines on the Southeastern Coastal Plain of the United States. U. Florida Agric. Expt. Stn. Bull. 774. 23 p.

Raitanen, W.E. 1978. Energy, Fibre, and Food. Agriforestry in Eastern Ontario. Ont. Min. Nat. Resources, Brockville. 8 pp.

Renfuess, K.E. 1979. Underplanting of pines with legumes in Germany. Pages 374-387 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Rice, E.L. 1968. Inhibition of nodulation of inoculated legumes by pioneer plant species from abandoned fields. Bull. Torrey Bot. Club. 95: 346-359.

Rice, E.L. 1974. Allelopathy. Academic Press, New York. 353 p.

Rice, W.A.; Paul, E.A.; Wetter, L.R. 1967. The role of anaerobiosis in asymbiotic nitrogen fixation. Can. J. Microbiol. 18: 715-723.

Richards, B.N. 1973. Nitrogen fixation in the rhizosphere of conifers. Soil Biol. Biochem. 5: 149-152.

Richards, B.N. 1976. Introduction to the soil ecosystem. Longman, London, and New York. 266 p.

Righetti, T.L.; Munns, D.N. 1980. Nodulation and nitrogen fixation in cliffrose (Cowania mexicana var. stansburiana (Torr.) eps.). Plant Physiol. 65: 411-412.

Rodriguez-Barrueco, C.; Miguel, C. 1979. Host-plant endophyte specificity in actinomycete-nodulated plants. Pages 143-159 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Rogers, J.D. 1968. Hypoxylon fuscum: a review of the fungus and its relation with Alnus in the northwest. Pages 251-258 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Romell, L.G. 1935. Ecological problems of the humus layer in the forest. Cornell U., Agric. Expt. Stn., Ithaca, N.Y.

Romell, L.G. 1938. A trenching experiment in a spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy. Svensk. Bot. Tidskr. 32: 88-99.

Rottink, B.A.; Strand, R.F.; Bentley, W.R. 1979. Industrial forestry requirements for alternative nitrogen sources. Pages 14-22 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Ruinen, J. 1961. The Phyllosphere. I. An ecologically neglected milieu. Plant and Soil 15: 81-109.

Schmid, A. 1972. Rooting of cuttings of local hardwoods with special reference to the rooting behaviour of Populus tremula. Bericht. Schweiz. Bot. Gesell. 82(1).

Schrauzer, G.N. 1977. Nitrogenase model system and the mechanism of biological nitrogen reduction: advances since 1974. Pages 109-118 in Newton, W. et al. eds. Recent developments in nitrogen fixation. Academic Press, London.

Scoggan, H.J. 1978. Pages 587-590 in The flora of Canada. Vol. 3. Govt. of Canada, Ottawa.

Sharp, R.F. 1975. Nitrogen fixation in deteriorating wood: the incorporation of $^{15}N_2$ and the effect of environmental conditions on acetylene reduction. Soil Biol. Biochem. 7: 9-14.

Shaw, C.G. 1973. Host index for the Pacific Northwest. Wash. Agric. Expt. Stn. Bull., Wash. (Quoted in Driver 1978).

Sherwood, M.T. 1966. Pages 64-65 in Soils Division Res. Rap. An Foas Taluntais: 64-65 (Quoted in Holding and Lowe 1971).

Shoulders, E.; Tiarks, A.E. 1980. Fertilizer fate in a 13-year-old slash pine plantation. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 44: 1085-1089.

Shtukin, S. 1982. Perennial lupin in pine plantations. In Extracts from the Soviet Press on USSR Forestry and Forest-Based Industries. Govt. Canada, Dept. Ext. Aff., 29 Oct. 1982. Ottawa. 5 p.

Silvester, W.B.; Carter, D.A.; Sprent, J.I. 1979. Nitrogen input by Lupinus and Coriaria in Pinus radiata forest in New Zealand. Pages 253-265 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oreg. State U., Corvallis, Oreg.

Sippell, W.L.; Ewan, H.E. 1967. Forest tent caterpillar Malacosoma disstria Hon. Pages 127-129 in Davidson, A.G.; Prentice, R.M. eds. Important forest insects and diseases of mutual concern to Canada, the United States, and Mexico. Govt. of Canada, Dept. Forestry and Rural Devel., Ottawa.

Smith, H.G. 1967. Growth and yield of red alder in British Columbia. Pages 273-286 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Smith, H.G. 1973. Biomass of young red alder stands. IUFRO Biomass Working Party on Measuring Forest Biomass: 401-410.

Smith, N.J. 1978. Red alder as a potential source of energy. Pages 139-156 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Sprent, J.I. 1971. Effects of water stress on nitrogen fixation in root nodules. Plant and Soil Special Volume: 225-230.

Sprent, J.I.; Scott, R. 1979. The nitrogen economy of Myrica gale and its possible significance for the afforestation of pest soils. Pages 234-243 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oreg. State U., Corvallis, Oreg.

Stettler, R.F. 1978. Biological aspects of red alder pertinent to potential breeding programs. Pages 209-222 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Stewart, W.D.P. 1982. Nitrogen fixation -- its current relevance and future potential. Israel J. Bot. 31: 5-44.

Stiefel, E.I. 1977. Mechanisms of nitrogen fixation. pages 69-108 in Newton, W. et al. eds. Recent developments in nitrogen fixation. Academic Press, London.

Switzer, G.L.; Nelson, L.E.; Smith, W.H. 1968. The mineral cycle in forest stands. Pages 1-9 in Forest fertilization: theory and practice. Tennessee Valley Authority.

Tarrant, R.F. 1961. Stand development and soil fertility in a Douglas fir-red alder plantation. Forest Sci. 7: 238-246.

Tarrant, R.F. 1968. Some effects of alder on the forest environment. Pages 193-194 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Tarrant, R.F. 1977. Attitudes toward red alder in the Douglas fir region. Pages 1-8 in Briggs, D.G. et al. eds. Utilization and management of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Tarrant, R.F.; Trappe, J.M. 1971. The role of Alnus in improving the forest environment. Plant and Soil Special Volume: 335-348.

Trappe, J.M.; Franklin, J.F.; Tarrant, R.F.; Hansen, G.M. eds. 1968. Biology of Alder. Proc. Symp. N.W. Sc. Assoc. 40th Annual Meeting, Pullman, Wash., April 1967. USDA N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Ore.

Timonin, M. 1935. The microorganisms in profiles of certain virgin soils in Manitoba. Can. J. Res. (C). 13: 32-46.

Turner, G.L.; Gibson, A.H. 1980. Measurement of nitrogen fixation by indirect means. Pages 111-138 in Bergerson, F.J. ed. Methods for evaluating biological nitrogen fixation. John Wiley and Sons, New York.

Tyagni-Ryadno, M.G. 1969. The effects of herbicides on soil microflora. Visn. Sil'skohospod. Nauky. 12: 59.

Uemura, S. 1971. Non-leguminous root nodules in Japan. Plant and Soil Spec. Vol. 349-360.

Ugolini, F.C. 1968. Soil development and alder invasion in a recent deglaciated area of Glacier Bay, Alaska. Pages 115-140 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Van Den Driessche, R. 1971. Response of conifer seedlings to nitrate and ammonium sources of nitrogen. Plant and Soil 34: 421-439.

Van Cleve, K.; Moore, T.A. 1978. Cumulative effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizer additions on soil reproductions, pH, and organic matter content. Soil Sci. Soc. Am. J. 42: 121-124.

Venkataraman, G.S.; Rajyalakshmi, B. 1972. Relative tolerance of nitrogen-fixing blue-green algae to pesticides. Indian J. Agric. Sci. 42: 119 et sequ. (Quoted in Greaves et al. 1976).

Vincent, J.M. 1970. A manual for the practical study of root-nodule bacteria. IBP Handbook No. 15. Blackwell's Sci. Publ., Oxford. 164 pp.

Wallis, G. 1968. Resistance of Alnus rubra to infection by root rot fungus Poria weirii. Pages 195-196 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Ward, W.W.; Bowersox, T.W. 1970. Upland oak response to fertilization with nitrogen, phosphorus, and calcium. Forest Sci. 16: 113-120.

Washington, Univ. of 1977. Regional Forest Nutrition Project, 1977. Biennial Report for 1974-76. Inst. Forest Prod. Contrib. 25. College of Forest Resources, Seattle, Wash. 67 p.

Webb, D.P. 1977. Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod faeces. Pages 57-69 in Mattson, W.J. ed. The role of arthropods in forest ecosystems. Springer-Verlag, New York.

Weetman, G.F.; Roberge, M.R.; Meng, C.H. 1980. Black spruce: 15-year growth and microbiological responses to thinning the fertilization. Can. J. Forest Res. 10: 502-509.

Welch, T.G.; Klemmedson, J.O. 1975. Influence of the biotic factor and parent material distribution of nitrogen and carbon in ponderosa pine ecosystems. Pages 137-158 in Bernier, B.; Winget, C.H. eds. Forest soil and forest land management. Proc. 4th N. Am. Forest Soils Conf., Laval U., Que. Aug., 1973.

Wellington, W.G. 1957. Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem. Can. J. Zool. 35(3): 293-322.

Willis, J.C. 1951. A dictionary of flowering plants and ferns. Cambridge U. Press. 752 p. plus Appendices.

Winship, L.J.; Chaudhary, A.H. 1979. Nitrogen fixation by Datisca glomerata: a new addition to the list of actinorhizal diasotrophic plants. Page 485 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forest. Oreg. State U., Corvallis, Oreg.

Wittwer, R.F.; Immel, M.J.; Ellingworth, F.R. 1980. Nutrient uptake in fertilized plantations of American sycamore. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 44: 606-610.

Wollum, A.G.; Davey, C.B. 1975. Nitrogen accumulation, transformation, and transport in forest soils. Pages 67-106 in Bernier, B.; Winget, C.H. eds. Forest soils and forest land management. Proc. N. Am. Forest Soils Conf., Laval U., Que.

Worthington, N.P. 1957. Silvical characteristics of red alders. USDA Forest Serv. Silvical Series. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg. 15 p.

Yamaya, K. 1968. On the influence of alder (Alnus inokumae) on soil properties in Northern Japan. Pages 197-208 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Youngberg, C.T.; Wollum, A.G.; Scott, W. 1979. Ceanothus in Douglas-fir clearcuts: nitrogen accretion and impact on regeneration. Pages 224-233 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Forest Res. Lab., Oregon State U., Corvallis, Oreg.

Zach, L.W. 1941. The effect of synthetic plant hormones in the propagation of forest trees. M.S. Thesis. Oreg. State Agric. Coll., Corvallis, Oreg. 99 p. (Quoted in Monaco et al. 1978).

Zavitovski, J.; Newton, M. 1968. Effect of organic matter and combined nitrogen on nodulation and nitrogen fixation in red alder. Pages 209-221 in Trappe, J.M. et al. eds. The biology of alder. Pacific N.W. Forest and Range Expt. Stn., Portland, Oreg.

Zsuffa, L. 1971. The potential of short rotation poplar plantations in Ontario. 14th Int. Poplar Comm. Meetg., Bucharest, Romania. FO: CIP/71/12.